38

THÈSE

POUR

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Année 1908 — 95°

THÈSE

POUR

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue le 22 Juillet 1908.

par M. L. BLAIZOT

Préparateur à la Faculté de Médecine de Paris.

RECHERCHES

SUR

L'ÉVOLUTION DE L'UTÉRUS

D'*ACANTHIAS VULGARIS* RISSO

Président : M. BLANCHARD.

Juges : MM. GARIEL, POUCHET, BRANCA.

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Doyen	M. LANDOUZY.
Professeurs :	MM.
Anatomie	NICOLAS.
Physiologie	Ch. RICHET.
Physique médicale	GARIEL.
Chimie organique et chimie générale	GAUTIER.
Parasitologie et Histoire naturelle médicales	BLANCHARD.
Pathologie et thérapeutique générales	BOUCHARD.
Pathologie médicale	DEJERINE. BRISSAUD.
Pathologie chirurgicale	LANNELONGUE.
Anatomie pathologique	Pierre MARIE.
Histologie	PRENANT.
Opérations et appareils	QUENU.
Pharmacologie et matière médicale	POUCHET.
Thérapeutique	GILBERT.
Hygiène	CHANTEMESSE.
Médecine légale	THOINOT.
Histoire de la médecine et de la chirurgie	G. BALLET.
Pathologie expérimentale et comparée	ROGER.
Clinique médicale	HAYEM. DIEULAFOY. DEBOVE. LANDOUZY.
Maladies des enfants	HUTINEL.
Clinique de pathologie mentale et des maladies de l'encéphale	JOFFROY.
Clinique des maladies cutanées et syphilitiques	GAUCHER.
Clinique des maladies du système nerveux	RAYMOND.
Clinique chirurgicale	LE DENTU. BERGER. RECLUS. SEGOND.
Clinique opthalmologique	De LAPERSONNE.
Clinique des maladies des voies urinaires	ALBARRAN.
Clinique d'accouchements	PINARD. BAR. RIBEMONT-DESSAIGNES.
Clinique gynécologique	POZZI.
Clinique chirurgicale infantile	KIRMISSON.
Clinique thérapeutique	A. ROBIN.

Agrégés en exercice.

MM.			
AUVRAY	CUNÉO	LAUNOIS	NOBECOURT
BALTHAZARD	DEMELIN	LECENE	OMBREDANNE
BRANCA	DESGREZ	LEGRY	POTOCKI
BEZANÇON (Fern.)	DUVAL (Pierre)	LENORMANT	PROUST
BRINDEAU	GOSSET	LŒPER	RENON
BROCA (André)	GOUGET	MACAIGNE	RICHAUD
BRUMPT	JEANNIN	MAILLARD	RIEFFEL (chef des trav. anat.)
CARNOT	JEANSELME	MARION	SICARD
CASTAIGNE	JOUSSET (André)	MORESTIN	ZIMMERN
CLAUDE	LABRE (Marcel)	MULON	
COUVELAIRE	LANGLOIS	NICLOUX	

Par délibération en date du 9 décembre 1798, l'Ecole a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ni improbation.

A MON CHER TUTEUR

MONSIEUR DERIBÉRÉ-DESGARDES

Hommage de reconnaissance et d'affection.

A MONSIEUR LE DOCTEUR R. BLANCHARD

Professeur de Parasitologie à la Faculté de Médecine de Paris

Membre de l'Académie de Médecine

Chevalier de la Légion d'Honneur

A MONSIEUR LE DOCTEUR O. DUBOSCQ

Professeur de Zoologie à la Faculté des Sciences de Montpellier

INTRODUCTION

Quand j'ai commencé ce travail, sur le conseil de M. le professeur Duboscq, mon intention était de lui donner une extension plus grande. Je voulais comparer les modifications de l'utérus au cours de la gestation dans les espèces de Sélaciens vivipares les plus communes sur nos côtes de la Manche : *Acanthias vulgaris* R., *Mustelus vulgaris* Müll., *Galeus canis* Rond. ; et je me proposais d'étudier l'involution *post-partum* qui marche très vite dans cette dernière espèce.

J'ai commencé la récolte de mon matériel à Luc-sur-Mer en août ; j'y ai trouvé d'assez nombreux exemplaires d'*A. vulgaris* jeunes, de *G. canis* à utérus involué et de *M. vulgaris* en période de maturation des œufs. Je l'ai continuée à Roscoff où la première espèce est très abondante : elle ne se prête malheureusement pas à l'étude de la question que j'avais en vue au début, car, en raison de ses gestations subintrantes, elle ne présente pas d'involution *post-partum*. J'ai donc été amené, en étudiant cette espèce, à faire porter mes recherches sur l'histogenèse des papilles et de la musculature et sur l'histolyse qui accompagne la première ponte : je ne regrette pas de m'être limité à l'étude de ce matériel, car j'ai pu mieux sérier mes observations : c'est là un point important pour saisir des phénomènes passagers, entre autres la sécrétion de graisse par l'épithélium qui précède la première gestation.

Avant d'exposer les résultats obtenus, je veux exprimer ma reconnaissance à mon maître, M. le professeur Blanchard, dans le laboratoire duquel j'ai trouvé les plus grandes facilités de

travail ; il me fait l'honneur d'accepter la présidence de ma thèse ; qu'il me permette de l'en remercier profondément.

A M. le professeur Delage et à M. le professeur Joyeux-Laffuie qui m'ont reçu avec la plus grande bienveillance au laboratoire de Roscoff et à celui de Luc-sur-Mer.

A M. Hérouard, maître de conférences à la Sorbonne, et à M. Auclair, médecin des hôpitaux, qui m'ont témoigné beaucoup d'intérêt pendant mes études.

A M. Branca, professeur agrégé à la Faculté de Médecine, qui m'a guidé dans mes recherches, avec une complaisance inlassable.

Mais il est un maître auquel je tiens particulièrement à m'adresser. Pour son enseignement et pour ses conseils, je dois à M. le professeur Duboscq plus de reconnaissance que je ne peux lui en exprimer ici. En lui dédiant ce travail, je ne fais que lui témoigner bien faiblement mon respectueux et profond attachement.

TECHNIQUE

Je n'ai pas employé d'autre méthode d'inclusion que celle des coupes à la paraffine. Mes préparations montrant le plus de faits ont été fixées en mélange fort de Flemming et colorées à la méthode de Curtis. C'est, en effet, une marche à suivre qui convient très bien pour la mise en évidence de la graisse et l'étude du chorion et de la musculeuse. Mais j'ai, sur tous les animaux étudiés, fixé une partie du matériel avec le liquide de Bouin, et coloré successivement soit à l'hématoxyline au fer-éosine-lichtgrün, soit à l'hématoxyline d'Ehrlich-éosine. Cette dernière méthode donne des lectures plus faciles des différents leucocytes ; la première convient admirablement pour l'étude de l'épithélium : cuticule, cadres de fermeture, cellules ciliées, cellules muqueuses.

Je me suis toujours efforcé, pour tous les animaux portant des œufs ou des petits, de déterminer, par la recherche des corps jaunes anciens, s'ils avaient eu des gestations antérieures. Il est important, comme on le verra, de comparer ces données à celles fournies par l'examen histologique de l'épithélium utérin.

J'indique, dans le paragraphe concernant les vaisseaux, la technique employée pour l'injection artérielle.

Dans les descriptions ultérieures, je considérerai toujours les animaux mis dans leur position morphogique, comme elle est définie dans le Traité de zoologie concrète de MM. Delage et Hérouard.

MORPHOLOGIE ET VASCULARISATION DE L'UTÉRUS

MORPHOLOGIE DE L'UTÉRUS ADULTE. — J'étudie d'abord l'utérus arrivé à son complet développement : l'histoire de son évolution en sera d'autant plus facile à exposer.

Considérés au moment où ils viennent de recevoir une ponte, les tubes utérins se présentent comme deux sacs cylindriques, longs de 0 m. 20, d'un diamètre de 0 m. 05, constitués par une paroi très mince et transparente, appliquée exactement sur la coque des œufs.

Ils flottent dans la cavité péritonéale, reliés à la paroi dorsale par un méso qui s'insère le long de la colonne vertébrale et qui se prolonge en avant sur l'oviducte correspondant : le passage de l'utérus à l'oviducte se manifeste extérieurement par un étranglement brusque. En arrière, les deux tubes utérins débouchent isolément dans le cloaque, de part et d'autre de la papille urinaire. Leur cavité n'est protégée de ce côté que par un sphincter très lâche, qui suffit à peine à retenir les embryons quand on met le cadavre de la femelle en position verticale. Il arrive qu'on trouve des embryons dans un utérus alors que l'autre est complètement vide ; je crois qu'il faut toujours penser, dans ce cas, à une expulsion accidentelle qui s'est produite soit sous l'effort des convulsions agoniques, soit pendant le transport des animaux jusqu'à terre.

MUQUEUSE. VAISSEAUX. — La muqueuse utérine porte des rangées longitudinales de papilles. La hauteur moyenne des papilles est de 5-6 $\frac{m}{m}$, leur largeur de 5 $\frac{m}{m}$. Les rangées sont séparées par des espaces larges de 4-6 $\frac{m}{m}$. Ces papilles sont formées par des boucles artérielles. Aussi ne puis-je séparer leur étude de celle des vaisseaux.

Pour chaque utérus, deux artères se détachent de l'aorte à la hauteur des glandes nidamentaires. Ces deux artères croisent le sinus veineux, abordent l'oviducte au-dessous de la glande nidamentaire, puis elles le longent, l'une en dedans, l'autre en dehors ; celle-ci a préalablement croisé la trompe en passant en arrière, pour gagner sa position.

Tout le long de l'oviducte, les deux artères sont superficielles, recouvertes seulement par la séreuse et par conséquent abordables sans lésions de la paroi. C'est ce niveau qu'il faut choisir pour les injecter ; l'opération est très facile. On peut se servir de deux masses : l'une au bleu soluble, l'autre au chromate de plomb, par exemple, pour délimiter dans la paroi utérine le territoire qui revient à chaque

artère : il faut avoir soin, avant de pousser une injection destinée à remplir les capillaires, de lier l'utérus à son point d'abouchement avec le cloaque ; sans quoi, la masse filerait par les vaisseaux anastomotiques de l'intestin, et on n'obtiendrait pas une pression suffisante pour la faire pénétrer dans les capillaires utérins.

Les deux artères abordent l'utérus l'une sur la ligne mésométrale, l'autre en un point diamétralement opposé. On les voyait facilement ramper sous la séreuse de la trompe ; une fois l'utérus atteint, elles disparaissent au regard. Il faut ouvrir la poche utérine pour suivre leur trajet ultérieur.

Elles débouchent sous la muqueuse utérine, de part et d'autre du petit ombilic que forme l'extrémité de l'oviducte proéminent dans l'utérus. Elles courent de haut en bas, en formant des cordons saillants sous la muqueuse ; mais dès leur point d'émergence, elles ont donné des branches qui leur sont presque égales, qui suivent un trajet sensiblement parallèle et se divisent par dichotomie ; elles perdent bientôt, au milieu de ces branches, leur individualité.

Toutes ces artères rampent d'abord dans le plan de la muqueuse. Puis elles se mettent à décrire des boucles, dans un plan normal à la surface de la paroi, en soulevant par conséquent un repli de l'épithélium qui leur forme un petit méso. Enfin, ces boucles, d'abord peu accentuées, deviennent plus hautes, en même temps que leur base d'insertion diminue de longueur ; c'est ainsi que sont constituées les longues papilles utérines qu'on trouve surtout bien développées vers le milieu de l'utérus (pl. I, fig. 1, *pa*).

Beaucoup d'artères donnent des rameaux récurrents qui soulèvent aussi de petites papilles, mais qui se résolvent très vite en capillaires. Comme je l'indique plus haut, l'extrémité de l'oviducte produit un petit ombilic à la surface de la muqueuse utérine ; quand on ouvre un utérus injecté, on est frappé par le dessin élégant que forment les plis radiés de cet ombilic : chaque pli contient une artériole qui s'est injectée, et ces petites artères sont précisément des rameaux récurrents émanés des gros troncs au moment où ceux-ci débouchent sous la muqueuse utérine.

Toutes les artères ne se comportent pas de la même façon dans leur course vers l'extrémité cloacale. Beaucoup atteignent le sphincter : là, elles diminuent considérablement de diamètre et se résolvent en capillaires. Mais toutes n'y arrivent pas, et il est facile, à un examen rapide, de prévoir qu'il doit en être ainsi. On n'observe jamais d'anastomose entre deux artères, même vers la base de l'utérus ; or, le nombre des rangées de papilles est moins considérable à l'approche du sphincter que vers le milieu du tube utérin. Beaucoup d'artères ont dû par conséquent s'épuiser en route. De fait, sur une préparation injectée, on voit de place en place une

artère diminuer de calibre, former des courbes sans vigueur et finalement se résoudre en un bouquet de capillaires (pl. I, fig. 1, *at*)

Voici cependant quel est le mode le plus général de formation des capillaires. Du côté de sa convexité, l'artère marginale d'une papille donne naissance à des capillaires qui viennent former un réseau sous l'épithélium. Ce réseau s'étend en nappe sur la papille. — Brinkmann emploie cette image qu'il recouvre la boucle artérielle comme un bonnet, — puis il se répand dans le sillon compris entre deux rangées de papilles. Dans ce sillon, les capillaires (pl. I, fig. 1,*cv*) se reconstituent en veinules (pl. I, fig. 1, *vc*) ; on voit, sur cette figure, que les veinules initiales ont une direction transversale : elles se jettent à angle droit dans de grosses veines dont chacune souligne fidèlement la trace d'insertion d'une rangée de papilles (*vc*, à droite de la figure).

Ces veines sont superficielles : elles sont séparées de la séreuse par une couche musculaire mince. A l'insertion de l'oviducte, elles se sont réunies en deux gros troncs superposés aux troncs artériels. Déjà, sur la trompe, ces deux troncs veineux prennent le caractère lacunaire, et ils se terminent, au niveau de la glande nidamentaire, dans le sinus de Cuvier correspondant.

DÉVELOPPEMENT. — Chez un embryon de 0 m. 19, les deux tubes utérins proéminent déjà dans le cœlome. Leur muqueuse est complètement lisse ; tous les vaisseaux sont situés sous la séreuse.

Chez une femelle de 0 m. 66, la muqueuse est parcourue d'un bout à l'autre par des crêtes longitudinales, hautes de 4 à 6 $\frac{m}{m}$, larges de 3 à 7 $\frac{m}{m}$, séparées par des sillons larges de 5 à 10 $\frac{m}{m}$, sur un utérus tendu ; chaque crête présente, sur sa longueur, une série de renflements qui lui font prendre un aspect moniliforme. C'est, on le prévoit d'avance, chacune de ces crêtes qui donnera naissance à une rangée de papilles : je reviens plus loin sur ce point.

A côté de ces artères sous-épithéliales, on voit, dans l'utérus de cette femelle jeune, coexister un système d'artères intra-musculaires : ces dernières dérivent directement des artères primitives de l'embryon et servent à la nutrition des tuniques musculaires. Elles acquièrent de l'importance pendant la période de développement hâtif que subit l'utérus avant la première ponte ; plus tard, elle regressent, en même temps que les artères sous-épithéliales augmentent de volume.

Sur une femelle de 0 m. 75, n'ayant pas encore pondu, et dont les œufs, sur l'ovaire, ont 0 m. 03 de diamètre, la muqueuse utérine présente un système de petits lobes grossièrement rectangulaires, pressés les uns contre les autres, en un carrelage serré. Ils sont disposés suivant des rangées longitudinales, séparées par des sillons

profonds : les incisures transversales, au contraire, sont peu accentuées. On voit souvent une rangée se bifurquer pour donner naissance à deux rangées parallèles : ce qui laisse déjà supposer que cette disposition est en rapport avec une bifurcation artérielle. De fait, une injection de bleu de Prusse montre qu'une artère forme l'axe de chaque rangée.

Les crêtes longitudinales se sont multipliées activement : au stade précédent — femelle de 0 m. 66 — elles étaient séparées par des sillons assez larges; maintenant, elles sont tassées les unes contre les autres latéralement ; les plus jeunes restent étouffées au fond des sillons et n'affleurent pas dans la lumière utérine.

Quant aux incisures transversales, qui débitent chaque crête en une série de lobes, elles marquent la limite entre les centres de prolifération qui vont donner naissance aux papilles.

Plus tard, la portion d'artère comprise dans chaque centre se replie en boucle (formation des papilles) ; un développement intercalaire vient écarter les unes des autres, dans le sens transversal, les rangées de papilles, et, suivant la longueur, les papilles d'une même rangée. Ainsi se trouve réalisé l'aspect définitif de la muqueuse utérine.

HISTORIQUE. — D'après Joh. Müller (1840), la muqueuse utérine est garnie de rangées longitudinales de petits lobes triangulaires.

Leydig (1885) décrit les rangées longitudinales de papilles bien développées ; il pense, comme Müller, que les lobes triangulaires — trouvés dans des utérus non gravides — se transforment en papilles dans les utérus gravides. Il voit qu'une papille peut se diviser deux ou plusieurs fois (1) et un des lobes se transformer en un appendice ayant la forme d'un fouet ou d'une vrille (2) : il distingue deux gros vaisseaux qui, à l'extrémité de la papille, se jettent l'un dans l'autre en forme de boucle ; entre eux se trouve le réseau capillaire.

Bruch (1860) ne pose pas avec certitude que les papilles soient seulement des modifications des plis longitudinaux ; pour lui, il reste encore des observations à faire à ce sujet.

Trois (1867) montre, à l'aide d'injections, que les papilles sont bordées par une artère marginale et comprennent dans leur boucle un réseau capillaire qu'il divise d'une manière un peu arbitraire en *rete arterioso* (sur la convexité de l'artère) et *rete venoso* (dans sa concavité.

Enfin, Brinkmann (1903) reprend et complète la description

(1) Cette division est évidemment en rapport avec une bifurcation artérielle.

(2) Il s'agit là, probablement, d'une artère en train de s'épuiser dans la muqueuse, comme celle figurée pl. I, fig. 1, *at.*

donnee par MÜLLER des plis à petites élevures triangulaires : il montre que chaque pli longitudinal contient une artère qui ébauche le commencement des boucles, alors que plus tard elle formera le contour de la papille. Les élevures triangulaires et les papilles sont donc bien les mêmes formations modifiées.

OBSERVATIONS HISTOLOGIQUES

I. — L'UTÉRUS EMBRYONNAIRE

Chez un embryon de 0 m. 195, l'utérus a un diamètre de 0 mm. 2. Il possède un épithélium simple, à hautes cellules comprimées latéralement, reposant sur une basale; sur des coupes transversales de pièces fixées au Flemming, cette basale se montre composée de grains, qui sont la section de fibres conjonctives.

Le chorion est composé de trois couches : une couche sous-épithéliale, formée de cellules mésenchymateuses à gros noyau, dont les prolongements cytoplasmiques sont anastomosés ; une couche moyenne dont les cellules s'allongent dans le sens transversal ; une couche externe, sous-péritonéale, présentant ceci de particulier qu'elle est la seule à contenir des faisceaux conjonctifs ; ceux-ci sont allongés suivant l'axe du tube utérin, et cette disposition correspond à une orientation dans le même sens des cellules de la couche externe. Le péritoine, à cellules aplaties, est appliqué sur cette couche.

Les ébauches des papilles sont déjà visibles sous forme d'ondulations de la basale. Les concavités de chaque ondulation présentent des noyaux mésenchymateux plus petits et plus serrés ; on y distingue quelquefois la lumière d'un petit vaisseau, appliqué sous la basale. Mais les vaisseaux principaux, artères et veines, sont situés entre la couche moyenne et la couche externe (voir p. 15).

J'indique en passant qu'on peut déjà constater, à l'aide du noir-naphtol, la présence de membranes bleues situées en bordure des cellules mésenchymateuses, formant la surface limite entre les corps et les prolongements cellulaires d'une part, et le contenu des mailles d'autre part. Je reviendrai plus longuement sur cette question ultérieurement.

On ne peut mettre en évidence aucune fibre musculaire dans les paroi utérine ; et cela sur des coupes où l'on constate des fibres musculaires bien développées dans la paroi du cloaque. Mais l'orientation des cellules conjonctives dans les deux couches, moyenne et externe, de l'utérus, laisse deviner la disposition ultérieure des fibres musculaires qu'on voit apparaître au stade suivant.

J'étudierai, maintenant, dans une première partie, l'épithélium des papilles et leur chorion ; je laisserai pour une deuxième partie

l'étude de la musculeuse qui doit être comparée chez le jeune et chez l'adulte.

II. — L'UTÉRUS APRÈS LA NAISSANCE

EPITHÉLIUM ET CHORION DES PAPILLES

A. — Femelles jeunes (Longueur 0 m. 35).

La surface interne de la muqueuse utérine porte maintenant des papilles bien développées, constituées de la façon suivante (pl. I, fig. 2) : un épithélium simple, un chorion composé de deux zones : celle du pied de la papille, portant des faisceaux collagènes ; celle du sommet, contenant un réseau cellulaire jeune qui assure le développement de l'élément ; entre l'épithélium et le chorion, la basale.

Basale. — Sous les cellules du sommet, la basale forme en coupe transversale une lame continue ; mais à mi-hauteur de la papille, cette lame continue, d'un bleu foncé, cède la place à une série de grains comme ceux dans lesquels se décomposait toute la basale embryonnaire. La fig. 2, pl. IV, montre cette disposition.

Quel est le mode de formation de la basale du sommet ? Faut-il la considérer comme une réaction de l'épithélium contre la poussée du tissu conjonctif ? Ou bien n'est-elle pas autre chose qu'une suite de fibres collagènes superficielles, identiques dans leur mode de formation aux autres fibres collagènes du chorion ?

On peut se rendre compte qu'elle est constituée par un système de fibres qui se recourbent en dedans et se continuent avec des faisceaux du chorion : cette disposition me fait admettre la seconde hypothèse.

Dans tous les cas, les deux orientations successives des productions basilaires sont une illustration intéressante du principe de Roux : il faut entendre ici par axe de l'action maxima la direction suivant laquelle s'exercent les tractions résultant du développement : dans la papille, c'est évidemment l'axe de cet élément : et la poussée est maxima au sommet de la papille, car elle résulte de la poussée du réseau cellulaire jeune qui occupe le sommet de la papille : les faisceaux collagènes basilaires répondent à cette pression en s'orientant suivant l'axe de la papille. Au contraire, dans l'utérus embryonnaire, qui ne possède pas de papilles, et dans l'utérus plus évolué, partout ailleurs qu'au sommet des papilles, la direction des tractions est l'axe même de l'utérus, qui subit en longueur un déve-

loppement actif : la basale se décompose alors en faisceaux longitudinaux perceptibles, sur des coupes transversales, sous forme de grains.

B. — Femelles de 0 m. 66 a 0 m. 75, prises au moment de la maturation des premiers œufs.

La membrane épithéliale qui fermait l'utérus du côté du cloaque est regressée. Sa disparition n'a donc rien à voir avec l'intromission des organes d'accouplement du mâle, puisqu'elle se produit avant la maturité sexuelle.

L'utérus est en voie de développement rapide, ainsi qu'en témoigne le tassement latéral des papilles de la muqueuse, comme je l'ai exposé p. 15. L'étude histologique montre comment se fait, à ce stade, la multiplication des papilles.

Entre deux rangées longitudinales de papilles, l'épithélium (maintenant stratifié) s'enfonce, en formant un long bourgeon, dans le chorion sous-jacent (pl. I, fig. 2, *be*). La partie profonde de ce bourgeon épithélial se bifurque en deux bourgeons secondaires ; l'ensemble de la figure prend la forme d'un λ, et entre les deux petites branches du λ, une artère se creuse, d'abord appliquée sous l'épithélium. Il s'est de la sorte constitué une papille profonde qui verra le jour de la façon suivante : un plan de clivage médian coupe en deux parties la grande branche du λ (pl. I, fig. 2, *cs*) et se continue dans la partie superficielle des petites branches (*clivage superficiel*). En même temps, au fond de chacune des petites branches, se creuse une lacune (pl. I, fig. 4, *cp*) (*clivage profond*), séparée, au début, de la fente superficielle par un territoire cellulaire plein. Ce territoire est attaqué à la fois par le plan de clivage procédant du dehors et par la lacune profonde, qui, finalement, se rejoignent. La nouvelle papille est de ce fait mise en rapport avec la lumière utérine — du moins virtuellement, car elle est en réalité enfouie entre les deux papilles voisines, encore accolées, qui lui ont donné naissance. Mais le développement intercalaire finit par écarter ces trois éléments, et la papille nouvellement formée finit par affleurer dans l'utérus.

Il fallait expliquer ce mode de développement avant d'aborder l'étude histologique du nouvel utérus ; il explique une particularité de la couche superficielle de l'épithélium.

I. — *Epithélium.*

Comme Brinkmann l'a observé, l'épithélium utérin devient stratifié à l'approche de la première ponte.

J'ai déjà fait sa description dans une note antérieure (1908, *a*). Je vais seulement tracer les points importants de sa constitution.

Il est composé de 3 couches au sommet des papilles, de 3 à 5 couches au fond des cryptes.

Couche externe. — *a*) Au sommet de la papille, la couche externe montre des cellules à revêtement cuticulaire et des cellules à cils vibratiles. Ces dernières dégénèrent vite ; on voit des points nombreux où une cellule ciliée, à cytoplasme et à noyau devenus homogènes et très colorables (pl. II, fig. 6, *cv*), est comprimée entre ses voisines et expulsée ; on ne les trouve d'ailleurs que dans la partie supérieure de l'utérus.

Les cellules à cuticule (pl. II, fig. 6, *ex*) sont séparées les unes des autres, superficiellement, par des bandelettes de fermeture, colorées en noir par l'hématoxyline ferrique ou en rouge par la safranine. Sur des coupes perpendiculaires à la surface, les bandelettes paraissent être de même hauteur que la cuticule ; sur des coupes tangentielles, on voit le cadre auquel elles correspondent former autour de toute la cellule une bordure régulière et accentuée ; on reconnaît tout de suite, à leur forme régulièrement polyédrique, que les cellules sont coupées dans leur zone cuticulaire ; plus profondément, en effet, elles sont lâchement unies par des ponts, ce qui leur donne un aspect tout différent. La constitution de cette couche superficielle est tout à fait comparable à celle que décrit Wolff (1889) pour l'épiderme d'une larve de Salamandre.

b) Sur les côtés de la papille, les cellules superficielles sont aplaties parallèlement à la surface ; elles dégénèrent par chromatolyse en formant une pellicule qui desquame (pl. I, fig. 4, *ls*). Sur les papilles profondes, jeunes par conséquent, ce phénomène se produit aussi bien au sommet que sur le côté de la papille ; on ne le constate jamais au fond des cryptes. Il affecte donc uniquement les cellules qui ont subi l'action du clivage superficiel ; jamais celles qui ont été isolées par le clivage profond ; comme le montre la fig. 4, pl. I, le territoire cellulaire plein, attaqué par la délamination procédant du dehors présente deux couches de cellules aplaties et en voie de dégénérescence, qui s'écartent l'une de l'autre. Il est possible que ces cellules meurent très tôt, et que leur nécrose soit précisément la cause de cette délamination ; une fois mortes, elles ne peuvent plus suivre le mouvement d'ampliation que subit la surface de la papille, et elles se laissent passivement étirer.

Le clivage profond paraît se faire, au contraire, sans perte de cellules, par conséquent en décolant des surfaces cellulaires. La partie superficielle d'une cellule peut cependant se détacher et rester accolée par ses ponts protoplasmiques à la cellule opposée ; plus

tard, les surfaces se régularisent, sans qu'on voie jamais dégénérer de cellules entières.

Les éléments superficiels, suivant qu'ils sont situés sur le côté des papilles ou au fond des cryptes, subissent donc un sort bien différent. Il me semble très possible d'expliquer cette différence par une différence dans l'action mécanique s'exerçant sur eux : les cellules latérales subissant des tractions suivant l'axe de la papille, les cellules des culs-de-sac échappant à ces tractions.

Couche interne. — Elle est formée de cellules élevées, unies latéralement entre elles par des ponts protoplasmiques courts. Elles repose sur une basale qui la sépare des capillaires sous-jacents.

Couche moyenne. — *a*) Au sommet de la papille, les cellules de la couche moyenne sont étoilées, reliées aux cellules voisines par des ponts très allongés, qui traversent de larges lacunes. Quelques-unes ont subi la dégénérescence graisseuse (pl. II, fig. 6, *cg*) ; elles sont séparées des éléments voisins et disparaissent sur place par fragmentation protoplasmique et pycnose. Mais c'est encore, à ce stade, un phénomène isolé.

Sur les côtés des papilles et au fond des cryptes, les cellules moyennes sont tassées les unes contre les autres et ont des formes régulièrement polyédriques (pl. II, fig. 7). Les membranes cellulaires s'appliquent les unes aux autres — les ponts protoplasmiques disparaissent de ce fait — et forment autour de chaque élément une bordure régulière, fortement colorée. Le protoplasme péri-nucléaire est moins dense, et tranche, par sa transparence relative, sur la membrane cellulaire. Un degré de plus dans cette disposition, et l'espace péri-nucléaire devient très transparent, comme s'il était vide de cytoplasme. Ce phénomène varie, à vrai dire, avec les fixateurs : peu accentué après le Flemming, il est toujours très manifeste avec le liquide de Bouin.

Ce qu'il faut retenir, dans tous les cas, c'est que la couche moyenne de l'épithélium — peut-être encore pour des raisons mécaniques — est extrêmement différente au fond des cryptes et au sommet des papilles ; ici, les cellules ont l'aspect de larges étoiles, anastomosées par leurs prolongements, et délimitant de grandes lacunes intercellulaires (pl. II, fig. 5) ; là, les membranes cellulaires forment un carrelage régulièrement polygonal, elles sont accolées les unes aux autres et les lacunes intercellullaires sont pour ainsi dire virtuelles.

C'est au fond des cryptes que se passe le phénomène dont il me reste à parler.

Dans la couche moyenne, on voit de place en place, à l'intérieur d'une membrane cellulaire, le cytoplasme de la cellule prendre un aspect étoilé ; en même temps le noyau se condense et devient très

chromatique ; les tractus protoplasmiques qui le rattachaient aux éléments adjacents finissent par se rompre, et il devient libre dans l'alvéole formé sur l'emplacement de la cellule (pl. II, fig. 7, *nep*) ; il n'est plus entouré que d'une couronne cytoplasmique très mince et souvent difficile à mettre en évidence. Les figures 5, 7 et 9 représentent ce phénomène.

Une fois libres dans l'épithélium, ces petites cellules, à noyau très chromatique, d'un diamètre de 5 μ en général, ont trop l'aspect et les dimensions de lymphocytes pour ne pas mettre en cause la question générale de l'origine des cellules libres d'apparence leucocytaire trouvées dans les épithéliums. Mais cette question est très vaste, et je ne puis indiquer qu'une partie des travaux s'y rapportant.

Bizzozero (1879) (cité par Studnička), en même temps qu'il découvre les espaces intercellulaires dans les épithéliums, remarque que les globules blancs pénètrent dans ces lacunes.

Peremeschko (1879), en examinant sur le vivant l'épiderme caudal des têtards, voit des leucocytes ramper entre les cellules épidermiques.

Flemming (1882), dans l'épithélium branchial de larves de Salamandres, décrit et figure des cellules lymphatiques dans les lacunes intercellulaires : d'après l'auteur, elles brisent sur leur passage les ponts intercellulaires qui doivent se reconstituer aussitôt après leur éloignement, car on ne trouve jamais de lacunes non traversées par des ponts.

Stöhr (1884) décrit l'afflux intense de leucocytes qui se produit dans l'épithélium stratifié des cryptes amygdaliennes. Les cellules immigrées dissolvent les ciments intercellulaires, rongent les cellules épithéliales et les transforment en éléments étoilés.

M. Ide (1889) figure dans un épithélioma, entre les ponts intercellulaires, des globules blancs immigrés : il croit, contrairement à Flemming, que les leucocytes écartent les ponts intercellulaires extensibles et passent sans les déchirer.

Carlier (1855) a vu aussi des leucocytes intra-épithéliaux (dans l'estomac de plusieurs animaux : Chat, Chien, Lapin, Souris). Il croit, comme Ide, que les ponts intercellulaires résistent par leur élasticité à la poussée des globules blancs.

Renaut (1897) figure dans l'épithélium des fosses nasales et dans l'épiderme de la lèvre de l'homme, des cellules lymphatiques libres dans des lacunes creusées dans la couche basilaire ; il donne à ces lacunes le nom de thèques intra-épithéliales. Les cellules migratrices remontent vers la surface, en parcourant le ciment intersti-

tiel pour faire issue au dehors. Elles s'observent en plus grand nombre quand la peau est irritée.

Brinkmann (1903) décrit comme leucocytes intra-épithéliaux, dans l'utérus de nombreux Sélaciens et en particulier d'*Acanthias vulgaris*, des cellules libres à noyau arrondi, logées dans des lacunes.

Faites parallèlement à ces observations, d'autres recherches ont amené leurs auteurs à une interprétation différente sur l'origine des cellules libres intra-épithéliales.

Davidoff (1887) voit que, dans l'intestin du Cobaye, l'épithélium et le tissu lymphoïde sous-jacent sont en continuité. Il pense que les leucocytes du chorion dérivent des cellules épithéliales sus-jacentes : le noyau épithélial (noyau primaire) donnant naissance par étranglement à un noyau de lymphocyte (noyau secondaire).

Prenant (1894), confirmant sur ce point les recherches de Köl-liker, observe la transformation en lymphocytes des éléments épithéliaux de l'ébauche du thymus. Il donne dans son travail, auquel je dois renvoyer pour cette question, la bibliographie très étendue des travaux qui traitent des rapports entre les leucocytes et les cellules épithéliales : le problème est posé au sujet du thymus, des amygdales palatine et pharyngienne, de la bourse de Fabricius des Oiseaux, des plaques de Peyer, des follicules clos des muqueuses intestinales, œsophagienne et trachéale, du mésentère des Batraciens.

En 1896, Prenant revient sur cette question au sujet des amas leucocytaires de l'épithélium œsophagien d'*Anguis fragilis*. Il fait remarquer qu'ici les leucocytes sont amassés à la fois dans l'épithélium et dans le chorion sous-jacent — ils étaient tous intra-épithéliaux dans les lobules du thymus étudiés antérieurement par l'auteur, ce qui rendait l'hésitation impossible. Aussi Prenant ne se prononce-t-il cette fois ni contre la genèse épithéliale des leucocytes, puisqu'il n'a pas vu, dit-il, « l'accumulation de ceux-ci en dehors de l'épithélium, ce qui devrait le premier stade de l'immigration intra-épithéliale », ni pour ce mode de formation, puisqu'il ne possède, continue-t-il, « aucun fait montrant élémentairement l'origine épithéliale des globules blancs ».

L'auteur qui a le plus combattu pour la genèse des leucocytes aux dépens des épithéliums est certainement Retterer. Son mémoire de 1897 résume une partie de ses travaux antérieurs sur la question : sous le nom « d'évolution des cellules épithéliales », il décrit la vacuolisation périphérique de certaines cellules (dans l'amygdale du Veau, du Bœuf, etc.), l'apparence étoilée que prennent ces éléments désormais reliés au complexus périphérique seulement par de fins

tractus protoplasmiques, finalement la fonte de ces tractus et la mise en liberté, dans l'alvéole, du noyau avec une mince écorce de cytoplasma. En 1903, l'auteur décrit les mêmes phénomènes dans les bourgeons épithéliaux de la cornée en voie de cicatrisation (chez le Cobaye). La faculté de produire des leucocytes serait donc non pas le privilège de quelques organes épithéliaux — amygdales, follicules clos — mais une propriété générale des épithéliums.

De nombreuses recherches, portant sur des processus pathologiques ont également amené leurs auteurs à des conceptions différentes sur l'origine des éléments libres intra-épithéliaux. J'en citerai seulement quelques unes.

Leloir (1880) étudie les lésions épidermiques dans la variole : il décrit la dégénérescence subie par les cellules malpighiennes : vacuolisation du cytoplasme autour du noyau. Les pustules varioliques sont remplies d'éléments dégénérés dont Leloir rapporte l'origine à des cellules épidermiques — pour une faible part — et à des leucocytes immigrés — pour la majeure partie.

Branca (1899) trouve, entre les cellules épithéliales de l'épiderme de Triton en cicatrisation, des éléments ayant tous les caractères de leucocytes. La plupart ont le type de polynucléaires ; sur un grand nombre, le corps cellulaire ne peut être décelé. On rencontre plus rarement des leucocytes éosinophiles. L'auteur ne décide pas si ces éléments se forment sur place dans l'épiderme ou viennent du tissu conjonctif. Mais, sur l'épiderme d'Axolott en cicatrisation, les leucocytes éosinophiles n'apparaissent dans l'épiderme « qu'autant qu'on les trouve nombreux dans le tissu conjonctif avoisinant la perte de substance ». Ici il est facile d'en conclure qu'ils viennent du derme.

Quénu et Branca (1902), en étudiant la cicatrisation épithéliale dans les plaies du rectum, voient se former des pustules épidermiques remplies de cellules dégénérées imitant complètement les leucocytes polynucléaires. Il s'agit là de cellules épithéliales détachées et dégénérant sur place, non d'éléments immigrés, car on ne trouve aucun élément migrateur dans les couches malpighiennes sous-jacentes.

Je crois utile, pour mon exposé ultérieur, de classer en deux groupes ces observations : de mettre d'un côté celles où les leucocytes intra-épithéliens se montrent emprisonnés exactement dans des ponts intercellulaires, entre des cellules épithéliales intactes (observations de Flemming Ide, Carlier) ; la conséquence de ces observations

a été d'amener leurs auteurs à concevoir que le passage des leucocytes s'effectue sans dommage pour l'intégrité des cellules épithéliales. Et je mets dans un autre groupe les travaux qui montrent les cellules libres intra-épithéliales flottant librement dans des lacunes plus larges qu'elles.

Ici il est admis, suivant les auteurs, que les leucocytes intra-épithéliens viennent du derme et rongent les cellules épithéliales ou les ciments intercellulaires, ou bien que ces leucocytes proviennent de la désintégration sur place des cellules épithéliales. Il faut, en effet, adopter l'une ou l'autre hypothèse pour expliquer la formation des lacunes intercellulaires.

C'est de ce second groupe d'observations que je vais rapprocher les miennes. Mais, comme il s'agit peut-être de processus évolutifs très différents suivant que les cellules libres, trouvées dans l'épithélium, sont du type polynucléaire ou au contraire semblables à des lymphocytes, je dois bien spécifier que tous les leucocytes rencontrés par moi, à ce stade, dans l'épithélium utérin, ont été des lymphocytes : cette observation concorde d'ailleurs avec les dessins donnés par Brinkmann.

Cet auteur admet l'origine sanguine des leucocytes intra-épithéliaux. La présence, dans l'épithélium, de stades intermédiaires entre les cellules libres à noyau condensé et les cellules en place m'oblige à admettre l'idée opposée.

Les figures de condensation chromatique varient suivant les points observés, mais il n'y a là rien qui doive surprendre, puisque l'aspect des cellules environnantes est aussi variable. Les trois dessins illustrant le phénomène (pl. II, fig. 5, 7 et 9), faits à des niveaux différents de la papille, montrent les différences dont je viens de parler ; on voit qu'elles sont explicables par l'aspect général du champ microscopique considéré. Les cellules du sommet de la papille (fig. 5), en se condensant, gardent la forme étoilée des cellules voisines, et leurs prolongements se brisent l'un après l'autre ; au contraire, les cellules latérales sont tassées les unes contre les autres (fig. 9) et dans ce cas le protoplasme, en se raréfiant autour du noyau qui se condense, laisse mieux apparaître les membranes cellulaires ; enfin, au fond des cryptes, ce dernier phénomène est encore plus accentué.

J'insiste sur la ressemblance que présentent les noyaux très chromatiques ainsi formés avec des noyaux de leucocytes ; elle est telle qu'en jetant pour la première fois le regard sur la préparation, on les appellerait immédiatement des lymphocytes, et Brinkmann les considère comme tels. La présence de stades intermédiaires entre les noyaux normaux et ces noyaux libres et condensés permet seule de reconnaître leur véritable origine.

Un autre fait, à défaut de celui-ci, tendrait à faire rejeter l'hypothèse de lymphocytes immigrés dans l'épithélium. C'est l'absence de leucocytes dans les points du chorion situés en regard des plages épithéliales où des cellules libres se trouvent en grande abondance : si ces cellules venaient du tissu conjonctif, on en trouverait certainement quelques-unes restées en chemin et prêtes à pénétrer dans l'épithélium ; c'est précisément ce qu'on ne voit pas. A remarquer aussi que la couche basilaire n'est pas dissociée au niveau de ces plages ; n'en serait-il pas autrement si des lymphocytes avaient pénétré en masse dans l'épithélium ?

La question la plus importante n'est pas pour cela résolue. Il faudrait savoir quelle est la valeur physiologique des cellules libérées dans l'épithélium; et la plupart des éléments me manquent pour préciser leur évolution ultérieure. On ne les voit jamais tomber dans la lumière utérine, et, d'autre part, elles ne semblent pas dégénérer sur place, car on ne trouve pas de pycnoses dans les points où la condensation chromatique se fait avec le plus d'intensité. On voit quelquefois dans l'épithélium des cellules libres fixées en état de migration ; la fig. 8, pl. II, représente un noyau étranglé en bissac au passage d'une membrane cellulaire. Comment savoir s'il s'agit là d'une ancienne cellule épithéliale devenue mobile ou cette fois d'un lymphocyte immigré ? La vraisemblance plaide cependant en faveur de la première hypothèse, puisque les cellules épithéliales devenues libres ne dégénèrent pas sur place et ne tombent pas dans l'utérus ; il est probable qu'elles tombent dans le sang de la mère et qu'elles doivent pour cela employer la diapédèse.

II. — *Chorion des papilles.*

Dans les papilles jeunes, l'artère marginale est appliquée sous l'épithélium ; son endothélium n'est séparé des cellules épithéliales que par la membrane basale ; la multiplication des cellules conjonctives la repousse ensuite dans la profondeur ; en même temps, sa tunique musculaire se développe, et présente des figures de karyokinèse. Les cellules musculaires sont séparées les unes des autres par de fines lames collagènes ; on ne parvient pas à mettre en évidence de fibres élastiques dans la paroi du vaisseau.

Le réseau capillaire sous-épithélial devient manifeste à ce stade. Les premiers capillaires apparaissent au sommet de la papille ; plus tard, il s'en forme sur les côtés, jamais au fond des cryptes. Comme le montrent les figures 1 et 2 (pl. III), ces capillaires sont formés par des cellules endothéliales séparées de l'épithélium par des lames de collagène qui se recourbent en dedans, dans l'intervalle de chaque

capillaire. Ces lames appartiennent évidemment au système collagène du chorion, puisqu'on les voit se continuer avec les faisceaux conjonctifs de la papille ; elles se recourbent en arcades sous l'influence de la pression du vaisseau (pl. III, fig. 2) ; entre les capillaires, l'épithélium n'a pas de basale nette ; chaque cellule épithéliale repose sur des fibrilles conjonctives dont on peut voir, en faisant varier le point, qu'elles se recourbent sous la cellule, mais ne se continuent pas avec elle.

Du côté interne, l'endothélium du capillaire ne paraît pas nettement séparé des cellules conjonctives étoilées formant le stroma de la papille. Aussi peut-on se demander si le capillaire n'est pas formé par écartement de cellules conjonctives sous-épithéliales primitivement en rapport de continuité avec les autres ; plus tard, l'endothélium élabore, du côté du chorion, des lames collagènes qui établissent nettement sa limite avec les éléments sous-jacents (pl. III, fig. 1).

La disposition des capillaires, échancrant profondément la couche interne de l'épithélium, est déjà remarquable à ce stade. Elle s'accentuera encore plus tard. Elle est très analogue à celle qu'affectent les capillaires sous-épithéliaux de la vessie (Lapin, Chauve-souris, Chien) étudiés par Branca (1904).

Histogénèse du chorion. — Dans les papilles très jeunes, toutes les cellules conjonctives (pl. III, fig. 3) paraissent empâtées dans une substance amorphe, faiblement teintée en violet par le noir-naphtol, et formant des mailles irrégulières. On voit (pl. III, fig. 3, *c*), une cellule dont on peut distinguer le centre protoplasmique teinté en vert et les contours colorés en bleu. La substance amorphe s'est donc déposée à la surface des cellules : elle me paraît complètement identifiable à ce que Laguesse (1903) a nommé manteau précollagène sur les cellules de la capsule splénique des Sélaciens. Aucun faisceau conjonctif proprement dit n'est visible dans cette papille jeune.

L'élément grandit et voici ce qu'on observe : le précollagène, remplissant primitivement la papille jeune, se dispose en une arcade dont les deux piliers plongent dans le pied de la papille plus âgée, et dont la voûte embrasse, dans sa concavité, l'artère marginale. Un degré de plus dans le développement, et l'arcade est rompue (pl. III, fig. 4) : les vestiges du cintre se retrouvent entre l'artère et l'épithélium ; les piliers sont toujours visibles dans le pied de la papille, sous forme de faisceaux conjonctifs très serrés, comprenant entre eux des noyaux allongés dans le même sens. Enfin, on voit toutes ces traces du réseau collagène primitif de la papille, arcades et

piliers, dissociés au point de disparaître sous la poussée de la nouvelle génération de cellules conjonctives.

Une première question se pose : à savoir quelle part revient aux tractions exercées suivant l'axe de la papille — du fait de son développement — dans la formation des premiers faisceaux collagènes disposés en arcade. La réponse me paraît facile, puisqu'on voit le précollagène initial se régulariser en faisceaux conjonctifs, et cela précisément suivant l'axe de l'action mécanique : il y a là un fait à rapprocher des observations de von Ebner (apparition de faisceau conjonctifs dans la notochorde des Cyclostomes, loin des cellules) et de celles de Laguesse sur la rate des Sélaciens (production de fibres collagènes dans la membrane vitrée de la capsule, par condensation linéaire de la substance de cette membrane). Mais il a une portée moindre que les faits découverts par ces deux auteurs : car les noyaux disséminés entre les faisceaux conjonctifs sont très abondants : et il y a peut-être un apport nouveau de collagène, élaboré par ces noyaux et maintenant orienté d'emblée suivant l'axe de la papille : cela complique le phénomène et il est difficile de faire le départ entre ce qui revient à la condensation du précollagène initial et à l'apport nouveau de faisceaux conjonctifs.

La seconde question est la suivante : tous les faisceaux conjonctifs primitivement formés sont, aussi bien au pied qu'au centre de la papille, dissociés par la nouvelle génération de cellules : sont-ils résorbés par ces cellules ? Je ne puis répondre catégoriquement : la papille ayant beaucoup augmenté de volume, ils peuvent sembler avoir disparu, là où ils sont simplement dispersés : un seul fait permettrait de trancher la question : ce serait de voir une papille développée sans trace de collagène ancien, mais précisément on voit des faisceaux dissociés dans toutes les papilles.

Le nouveau réseau cellulaire constituant le chorion de la papille est très favorable à l'étude de l'apparition des lames collagènes : je ne ferai pas l'historique de la question, déjà fait par Retterer (1896), et plus récemment par Laguesse (1903). Les figures vues par moi concordent avec celles que Laguesse a données sur le développement du collagène dans la rate d'*Acanthias*.

Il faut choisir les points voisins de l'épithélium pour étudier les cellules conjonctives jeunes : c'est là que les karyokinèses sont les plus fréquentes — mais on les rencontre aussi bien au centre et à la base de la papille. Les cellules jeunes sont anastomosées entre elles par des prolongements courts et nombreux, colorés en jaune (je parle de la méthode de Curtis), et délimitant des vacuoles claires. C'est toujours en bordure de ces prolongements chromophiles, par conséquent faisant la limite entre leur substance (endoplasme) et celle de la vacuole (exoplasme, hyaloplasme) qu'apparaissent les

premières membranes bleues. Souvent il ne s'agit pas de véritables mailles d'exoplasme mais seulement de petites vésicules, creusées dans l'endoplasme : même dans ce cas, le contenu de la vésicule ne baigne pas directement dans l'endoplasme : il en est séparé par une membrane bleue, très mince, mais cependant très nette.

C'est dans la substance de cette membrane (membrane ou manteau précallogène de Laguesse) qu'on voit apparaître, en forme de points sur des coupes transversales, les fibres conjonctives. Elles forment de petites taches rondes, bleues foncées, sur le reste de la membrane coloré en bleu clair : il faut faire des coupes tangentielles à la surface utérine pour bien se rendre compte de leur situation par rapport aux cellules. Mais c'est là, dans tous ses détails, le processus décrit par Laguesse : apparition du précollagène à la surface de séparation de l'endoplasme et de l'exoplasme : production de fibres collagènes dans la substance précollogène, suivant l'axe des tractions. Je n'insiste pas davantage.

A la base de la papille, en bordure de la veine, et dissociant les piliers conjonctifs dont j'ai déjà parlé, apparaît le réseau de cellules qui donnera naissance au faisceau musculaire longitudinal courant à la base des papilles. Je reviendrai sur ce point en traitant de la musculature.

C. — Femelles prises a partir de la première gestation

I) *Epithélium.*

A partir du moment où les œufs sont pondus pour la première fois dans l'utérus, la régression épithéliale commence activement ; elle avait déjà ses prodromes dans la dégénérescence de certaines cellules de la couche moyenne, comme on l'a vu au stade précédent.

Elle se manifeste, au sommet des papilles, par l'isolement des cellules dont les ponts se rompent ; puis les cellules se fragmentent, s'imprègnent de graisse et leur noyau dégénère par pycnose ; on trouve des vacuoles intra-épidermiques remplies de boules cytoplasmiques et graisseuses et de fragments de chromatine très réfringents. C'est là un mode de dégénérescence très semblable à celui décrit par Duesberg et par Mercier dans la régression de l'épiderme caudal des têtards. J'aurai souvent, au cours de ce chapitre, l'occasion de me reporter aux travaux qui concernent ce point de la métamorphose des Anoures, car ils représentent une longue étude des phénomènes de régression épithéliale.

Si on observe une plage encore peu avancée dans la voie de la dégénérescence, toutes ses cellules sont faciles à caractériser comme

épithéliales ; elles sont seulement isolées les unes des autres (pl. III, fig. 2), et leur noyau est un peu plus chromatique que celui de cellules saines. La dislocation, autrement dit l'altération des cellules, est donc le premier phénomène de la régression ; les observations de Bataillon avaient établi ce point pour l'épithélium de la queue des têtards.

Au fond des cryptes, les phénomènes régressifs sont différents : le noyau se condense au centre de la cellule, séparé de la membrane par un espace clair, comme si le cytoplasme s'était fluidifié. C'est là, on le voit, une exagération de ce qu'on rencontre à l'état normal, et elle fait bien ressortir la différence qui existe entre l'état d'équilibre des cellules au sommet et à la base des papilles ; on avait déjà constaté cette différence dans les processus normaux de l'évolution.

Un fait également remarquable est, à ce stade, la présence des karyokinèses qui se produisent dans des îlots en pleine régression. Bataillon avait déjà signalé la coexistence des karyokinèses et des phénomènes de dégénérescence dans la queue des têtards. Branca a vu se produire des phénomènes analogues dans la cicatrisation de l'épiderme des Tritons.

Reste à trancher ce point : les phagocytes pénètrent-ils dans l'épithélium pour achever l'histolyse ?

Cette question, longuement étudiée dans la métamorphose des Anoures, a reçu des solutions différentes suivant les auteurs. Pour Bataillon et pour Duesberg, les leucocytes interviennent secondairement pour enlever les débris. La basale est rompue par places (Bataillon), c'est ce qui permet l'immigration des phagocytes.

Pour Nœtzel (1895), Guieysse (1905), la basale, épaissie, s'opposerait à la pénétration des leucocytes, et ces derniers n'immigrent pas dans l'épithélium. Anglas (1904) observe au contraire la disparition de la basale, mais pas plus que les auteurs précédents il n'admet la phagocytose des cellules épithéliales par les leucocytes.

Mercier (1905) reprend la question en repérant les leucocytes par des injections préalables de poudre de carmin. Jamais, dans ces conditions, il n'a observé de carmin dans l'épithélium et il se prononce contre l'immigration des leucocytes entre les cellules épithéliales.

Faute de cette technique spéciale, la question m'a semblé bien difficile à trancher pour l'épithélium utérin d'*Acanthias*. On trouve, dans l'épithélium, une accumulation de cellules à noyau fortement chromatique, ressemblant complètement à des leucocytes du type mononucléaire. Mais cette observation serait insuffisante pour affirmer leur nature leucocytaire, car un des premiers symptômes de la dégénérescence des cellules épithéliales est précisément la conden-

sation du noyau (1), et, en s'isolant les unes des autres, elles deviennent impossibles à distinguer des leucocytes.

Pourtant on est frappé par l'intensité du phénomène suivant : à savoir l'accumulation, dans les capillaires sous-épithéliaux, de leucocytes du type mononucléaire semblables aux cellules trouvées dans l'épithélium. Cette accumulation impose l'idée d'un échange d'éléments entre les capillaires et l'épithélium. Je crois d'ailleurs que l'échange peut se faire dans les deux sens : pénétration de leucocytes dans l'épithélium à travers la couche épithéliale interne dissociée ; chute dans les capillaires de cellules épithéliales incomplètement dégénérées. On trouve, dans les capillaires sous-épithéliaux, des éléments qu'on ne saurait rapporter au juste à aucun type de leucocytes, mais qui rappellent au contraire les cellules épithéliales.

Le passage est d'ailleurs facile : la couche des cellules épithéliales basilaires n'offre plus aucune résistance ; les deux autres couches à traverser sont : 1° la basale, qui n'est autre, ici, que l'enveloppe collagène des capillaires formée non d'une lame collagène continue, mais de fibrilles conjonctives dissociées; 2° le revêtement endothélial des capillaires.

A un stade plus avancé de la régression épithéliale, on trouve des polynucléaires nombreux sur l'emplacement de la couche épithéliale moyenne, presque entièrement regressée. En même temps, les polynucléaires sont devenus dominants dans les capillaires sous-épithéliaux. Y a-t-il eu deux générations successives de leucocytes sans rapport entre elles? Ou bien transformation des mononucléaires en polynucléaires ? On voit dans l'épithélium des formes intermédiaires entre ces deux types : leucocytes contenant des granulations et possédant un noyau unique, mais légèrement lobé. Je m'arrête, par conséquent, à la seconde manière de voir.

Pendant ce temps, la couche interne poursuit sa régression. Ses cellules dissociées portent un noyau dont la partie chromatique est réduite à la membrane nucléaire. C'est donc l'inverse de ce qui se produit pour les cellules de la couche moyenne — dont le noyau subit la condensation chromatique et évolue vers la pycnose. Les cellules dissociées disparaissent, l'assise interne se réduit, en définitive, à de petits îlots cellulaires situés entre les capillaires. La couche externe vient de ce fait s'appliquer directement sur les capillaires sous-épithéliaux.

Brinkmann pense, au contraire, que c'est la couche externe qui disparaît : « ... in kurzer Zeit wird dieses,— l'épithélium — die un-

(1) J'ajoute qu'ici on ne trouve plus de noyaux sans enveloppe cytoplasmique apparente, comme cela se voyait dans l'épithélium normal. Même aux derniers stades de la dégénérescence on reconnaît toujours, à chaque noyau, une enveloppe protoplasmique formée de grains isolés.

terste Schicht von Zellen ausgenommen, abgestossen. » La dislocation précoce de l'assise interne et le fait qu'on peut, dans tous les cas, identifier la couche externe par ses bandelettes de fermeture ne permettent pas de douter que c'est l'assise interne qui subsiste ; et on se convainc qu'il en est ainsi en établissant la continuité de l'assise unique qui recouvre le sommet de la papille — au moment où la dégénérescence épithéliale est arrivée à son terme ultime — avec l'assise externe du fond des cryptes où les phénomènes de régression sont moins avancés. Je reviendrai sur ce point, qui a de l'importance au point de vue physiologique.

L'épithélium subit cette dégénérescence une fois pour toutes. Brinkmann l'a trouvé réduit à une seule couche chez des femelles tuées au début de la gestation mais qui avaient porté antérieurement ; moi-même, je l'ai vu réduit à sa couche externe chez quelques animaux qui cependant portaient des œufs au début de la segmentation.

Moreau pense que les femelles d'*Acanthias* sont soumises à des gestations sub-intrantes au moins pendant une certaine période de leur vie sexuelle

Je n'ai jamais surpris, comme lui, la coexistence, chez une même femelle, d'œufs mûrs et de petits. Mais sur un grand nombre d'animaux ouverts à Roscoff, en avril et en août, je n'en ai jamais trouvé qui, arrivés à maturité sexuelle, ne continssent des œufs ou des embryons. Cette observation, comme celles de Moreau, auxquelles je fais allusion, suggère évidemment l'idée que les gestations d'*Acanthias* doivent se succéder à de faibles intervalles.

L'utérus ne subit pas, dans cette espèce, l'involution qui suit la parturition, comme cela se produit chez beaucoup d'autres Sélaciens. L'absence de régénération de l'épithélium utérin est en rapport avec ce manque d'involution utérine, qui est lui-même la conséquence des gestations subintrantes.

II) *Chorion des papilles.*

Il est constitué maintenant par une trame collagène à faisceaux épais et serrés, sur lesquels sont plaquées les cellules conjonctives. Toute la trame s'est tassée, du fait de l'énorme augmentation de calibre de l'artère marginale ; les éléments du chorion se trouvent ainsi comprimés entre la paroi de l'artère et l'épithélium utérin.

Deux faits à noter concernant les cellules conjonctives : elles ont perdu leurs prolongements anastomotiques et leurs noyaux sont devenus moins colorables : ils sont vésiculeux au centre et leur périphérie est marquée par un mince liseré chromatique. On trouve à

côté d'elles des leucocytes, reconnaissables à leur noyau beaucoup plus fortement colorable. Ils sont surtout nombreux dans la couche superficielle, où ils se disposent en nappes sous la paroi profonde des capillaires sous-épithéliaux ; ils forment là une véritable infiltration ; leur abondance et leur disposition font penser qu'il s'agit de phagocytes venus des capillaires, non des cellules conjonctives détachées sur place et ayant pris le caractère de leucocytes ; d'ailleurs, l'évolution en sens inverse — perte de la chromaticité — du noyau des cellules conjonctives, confirme cette opinion.

Plus tard, tous ces éléments sont résorbés et la papille se réduit aux éléments constitutifs suivants : l'assise épithéliale externe, la couche des capillaires, la trame collagène, constituée presque uniquement de faisceaux conjonctifs et présentant seulement de place en place un noyau peu colorable ; enfin l'artère marginale très distendue.

MUSCULATURE

La musculature utérine est composée de deux couches : une, longitudinale externe, sous-péritonéale; une, circulaire interne. En plus, dans l'utérus adulte, il existe, à la base de chaque papille, deux faisceaux musculaires longitudinaux.

L'historique de la question des fibres lisses dans leurs rapports entre elles et avec les faisceaux collagènes interstitiels, a été fait récemment par Hesse (1900) et Lemoine (1906) ; je renvoie à leurs mémoires, qui mettent au point la question. Je rappelle seulement qu'à la suite d'une première période, où on croyait que les fibres lisses étaient unies par un ciment, des filaments colorables passant transversalement d'une fibre à l'autre ont été démontrés dans le muscle lisse. Ils ont été considérés comme étant de nature protoplasmique — ponts intercellulaires — par Leydig (1886), Kultschizky (1888), de Bruyne (1892), Nicolas (1892), Boheman (1895), Schultz (1895), Triepel (1897) ; Barfurth (1891) les interprétait comme de simples crêtes longitudinales courant le long des fibres. Rouget (1863), Watney (1877), Werner (1894), Garnier (1897), ont vu dans ces filaments un réseau de nature conjonctive englobant les fibres musculaires. Enfin, une troisième interprétation, donnée par Schaffer (1895), Lenhossek (1899), Heidenhain (1900-01), E. Holmgren (1904), Laguesse et Lemoine (1906), a été la suivante : ces filaments ne sont autres que la coupe de membranules qui constituent un système d'alvéoles autour des fibres lisses. Laguesse et Lemoine développent cette conception que les fibres musculaires, originellement identiques aux cellules conjonctives, sont comme celles-ci réunies entre elles par des ponts protoplasmiques : toute la surface de la fibre — de nature exoplasmique — se transforme en un revêtement précollagène ; le même processus s'étend aux ponts intercellulaires qui, étant donnée leur minceur, se transforment complètement en précollagène, sauf peut-être aux extrémités des fibres qui pourraient rester unies par des ponts de nature protoplasmique.

Ce processus aboutit à la formation d'un système de membranules tangentes, par leur convexité, aux fibres musculaires dont elles ne sont autres que l'exoplasme ; Laguesse et Lemoine désignent ce système d'alvéoles inter-fibrillaire sous le nom de *leptosponge*.

Les cellules conjonctives qui n'évoluent pas vers la fibre musculaire subissent d'une manière totale la transformation en précollagène ; leur corps cellulaire se colore uniformément en bleu par le noir-naphtol et envoie des prolongements qui sont en continuité directe avec les mailles du *leptosponge*.

Le réseau collagène alvéolaire est très développé dans certains muscles — œsophage de *Testudo græca* (Garnier, Laguesse et Lemoine); rectum du bœuf (Triepel) ; musculature de l'utérus des Mammifères (Branca) ; cordon ombilical (Fusari) ; — au contraire, dans d'autres muscles — aorte du lapin (Lemoine) — les fibres lisses paraissent engaînées par un manteau collagène amorphe qui forme à chaque fibre un revêtement continu ; les images de Boheman y sont rares et plus difficiles à mettre en évidence.

Un point intéressant dans la musculature utérine d'*Acanthias*, c'est que, suivant l'âge de l'animal, on a l'une ou l'autre des deux dispositions : chez un jeune animal de 0 m. 35, toutes les fibres musculaires sont noyées dans du collagène amorphe ; une coupe de la couche longitudinale, faite suivant l'une des fibres, montre les images suivantes : les fibres musculaires sont bordées, de chaque côté, d'un liseré de collagène plus ou moins onduleux, suivant le degré de rétraction de la fibre, et intimement accolé à la surface de cet élément. Mais on chercherait vainement, dans toute la préparation, une apparence de réseau conjonctif.

Au contraire, dans l'utérus gravide les fibres musculaires sont séparées les unes des autres par les mailles d'un réseau collagène très abondant ; les mailles de ce réseau sont nettement formées de membranules, comme on peut s'en rendre compte en faisant varier le point.

Au stade intermédiaire — utérus d'une femelle de 0 m. 75, se préparant à recevoir la première ponte — la couche musculaire transversale se décompose en deux parties : une zone externe, où les fibres musculaires sont longées par des faisceaux collagènes denses ; une zone interne, où les fibres ont un noyau moins allongé, et ne portent en bordure qu'un mince liseré bleu à peine visible. Ce liseré envoie des denticulations qui vont se jeter sur la bordure bleue des fibres voisines. Mais, de place en place, on voit une fibre émettre des denticulation plus épaisses, colorées en jaune par l'acide picrique ; il s'agit donc ici de véritables ponts protoplasmiques. Ces trois faits : allongement moindre des noyaux, absence de collagène épais, présence de minces denticulations de nature protoplasmique, mettent bien en évidence qu'on se trouve là en présence d'éléments jeunes : peut-être tout simplement en présence de cellules conjonctives allongées et en voie de transformation vers la fibre musculaire.

Ceci est à noter : les cellules nouvellement formées — je les appellerai de deuxième génération — ne subissent pas l'empâtement collagène comme les fibres musculaires de l'utérus jeune : mais elles sont

unies d'emblée et définitivement par un réseau alvéolaire fin — *leptosponge* de Laguesse et Lemoine — dont les travées s'épaissiront un peu dans la suite. Ce fait me paraît à rapprocher du phénomène que j'ai signalé pour le chorion de la papille : les cellules conjonctives de première génération s'empâtent en masse dans un manteau de collagène ; les cellules de deuxième génération dissocient cette masse primitive et forment un réseau délicat.

Faut-il en conclure à un mécanisme nécessaire qui serait celui-ci : toutes les cellules musculaires du jeune doivent disparaître : elles sont remplacées par des cellules de deuxième génération unies d'emblée par le *leptosponge* ? Mon observation ne me permet pas d'être aussi catégorique. Lemoine a observé le fait suivant : la lame conjonctive placée entre deux fibres musculaires peut se délaminer, et il apparaît entre ces deux lames secondaires de fins alvéoles. Dans la zone externe de la musculaire transversale d'*Acanthias*, on observe un fait à rapprocher du précédent : une lame conjonctive — considérée dans sa longueur — aboutit à une plage alvéolisée qui se condense plus loin pour redonner une lame conjonctive. Par conséquent, on peut penser que du collagène massif soit susceptible de s'alvéoliser, c'est-à-dire de se délaminer en membranules. Ce serait là un autre facteur déterminant le passage du premier état — stade du collagène massif — au second — stade du *leptosponge*.

La conséquence de cette nouvelle disposition est facile à comprendre. Elle permet le grand mouvement d'ampliation auquel va être soumis l'utérus quand il reçoit la ponte. On retrouve cette disposition dans tous les organes qui doivent supporter de grands écarts de calibre. Les images de Bohemann sont au contraire à peine marquées dans les organes musculaires de calibre relativement fin (artères, veines).

Faisceaux musculaires de la papille. — Ils apparaissent tardivement : sur l'utérus d'une femelle de 0 m. 75, certaines papilles en sont pourvues, d'autres n'en présentent pas. C'est donc un matériel favorable pour étudier la formation des fibres lisses.

Ces faisceaux musculaires naissent de chaque côté de la veine basilaire : sur des coupes transversales, la base de la papille, avant leur formation, est occupée par un réseau de cellules conjonctives délicatement anastomosées — à prolongements anastomotiques nettement protoplasmiques.

La figure 5, pl. III, montre comment les cellules conjonctives se transforment en cellules musculaires : leur corps cellulaire diminue de largeur, ce qui correspond à un étirement dans le sens de la longueur de l'utérus ; les mailles intercellulaires acquièrent aussi des dimensions plus petites, probablement par multiplication des élé-

ments cellulaires ; enfin, les ponts protoplasmiques se transforment en précallogène — mailles du *leptosponge*.

Le phénomène est rendu plus remarquable par le sort différent que subissent les éléments du faisceau musculaire suivant leur position : à la périphérie des muscles on trouve encore des cellules conjonctives anastomosées par des prolongements protoplasmiques ; en bordure de la veine, toutes les cellules musculaires sont au contraire réunies les unes aux autres par un fin réseau collagène. Entre ces deux points extrêmes on trouve les stades intermédiaires.

REMARQUES SUR LA PHYSIOLOGIE DE LA GESTATION

La fécondation a lieu surtout en avril ; mais elle doit s'échelonner sur une grande partie de l'année, car en août, il arrive qu'on trouve encore des œufs au début de la segmentation.

La durée de la gestation est d'environ un an, d'après BORCEA.

Les œufs, au nombre de 2 à 8 pour chaque utérus, sont contenus dans une capsule commune, cylindrique, effilée aux deux bouts où elle est fermée par des bouchons muqueux. Au début de leur développement, les petits, pourvus de branchies externes, restent enfermés dans la capsule : la composition du liquide capsulaire est donnée comme il suit par PERUGIA :

Eau	88,75 %
Matières solubles dans l'éther	2,58 %
Matières solubles dans l'alcool	2,58 %
Albumine	4,27 %
Sels.	1,87 %

PERUGIA et BRINKMANN signalent, l'un après l'autre, que la perte des branchies externes coïncide avec l'éclatement de la capsule qui se produit au moment où les embryons ont une longueur de 6 à 7 $^{c}/_{m}$ (BRINKMANN). L'auteur danois en conclut que l'embryon se sert de ses branchies externes pour absorber les matériaux du liquide capsulaire.

Une fois la capsule rompue, les embryons, avec leur vésicule vitelline, flottent librement dans le liquide utérin.

Je n'ai pas élucidé, faute d'expériences sur le vivant, le mécanisme de l'hématose. R. OWEN (cité par MOREAU, 1881) pense que, chez les Sélaciens ovovivipares, c'est l'eau de mer, pénétrant dans l'utérus, qui assure la respiration du fœtus. MOREAU s'élève contre cette idée en faisant valoir que, chez les Emissoles, par exemple, les petits sont enfermés dans une poche close et par conséquent à l'abri de l'eau de mer.

La richesse de la vascularisation dans la paroi utérine et la situation superficielle des capillaires, séparés des embryons par une mince lame épithéliale, plaident aussi contre l'idée d'OWEN : car il semble bien qu'il y ait là une disposition suffisante pour assurer l'hématose des embryons. Il faut remarquer, de plus, que le contact de l'eau de mer a sur les petits une influence différente de celle du

liquide utérin ; je reviendrai sur ce point dans les lignes suivantes.

J'ai eu à ma disposition une femelle vivante, mais en état d'agonie. Elle avait perdu beaucoup de sang par la blessure de l'hameçon. J'ai pu observer les embryons, longs de 19 $^{c}/_{m}$, en place dans l'utérus : j'en ai vu un seul effectuer, une fois, un mouvement de respiration branchiale : les branchies des autres étaient immobiles. Tous les embryons se tenaient d'ailleurs dans un état d'immobilité complète.

Il est donc probable qu'à l'état normal l'hématose est assurée par le réseau vasculaire, très développé, de la vésicule vitelline qui plonge dans le liquide utérin. Les échanges respiratoires peu intenses peuvent suffire aux embryons en raison de leur immobilité. Mais quand on les plonge dans l'eau de mer — ce que j'ai fait pour ceux de l'observation précédente — on voit la respiration branchiale s'installer peu à peu et devenir intense : puis la queue de l'animal s'anime d'un balancement régulier et il se met à nager vigoureusement, surtout si on fait arriver un jet d'eau rapide dans son aquarium. Quand j'ai quitté Roscoff, j'en possédais un qui vivait depuis deux jours dans un cristallisoir et paraissait très bien portant.

En ce qui concerne la nutrition des fœtus, Brinkmann pense qu'elle est en partie assurée par le liquide utérin : « Durch das Abstossen des Epithels kommt nämlich das colossal entwickelte Capillarnetz näher zur Oberfläche und eine Diffusion von Serum wird dadurch bedeutend erleichtert. »

J'ai recherché dans le liquide utérin la présence d'albuminoïdes qui caractériserait cette transsudation de sérum (1). Ni l'épreuve de la chaleur, ni la réaction du biuret, ni le réactif de Millon ne m'ont révélé la présence d'albuminoïdes dans le liquide utérin. J'en conclus que le sérum ne diffuse pas dans l'utérus et je rapproche ce fait de cette observation histologique : à savoir que c'est l'assise épithéliale externe qui résiste à l'histolyse : or cette assise est pourvue de bandelettes de fermeture et peut s'opposer, comme un dialyseur, à la filtration des albuminoïdes.

J'ai voulu contrôler cette observation par la pesée du système « embryon-vésicule vitelline » à différents stades du développement. Il était évident qu'on devait trouver une augmentation de poids si l'embryon se nourrissait aux dépens de la mère. Je résume dans le tableau ci-joint les mesures trop peu nombreuses que j'ai faites en vue d'élucider ce point.

---

(1) J'ai employé, pour prélever le liquide utérin, la précaution suivante. L'utérus, fermé du côté du cloaque par une ligature, est porté sur du papier à filtre et épongé. Je l'ouvre par une longue incision faite avec un scalpel chauffé pour éviter l'écoulement du sang de la paroi et je le vide dans une cuvette à photographie préalablement lavée et épongée au buvard. On met les embryons de côté et on obtient ainsi la totalité du liquide utérin, ce qui serait impossible à réaliser si on le prélevait avec une pipette.

ŒUFS		EMBRYONS	
Nombre d'œufs contenus dans chaque utérus	Poids de l'œuf	Nombre d'embryons contenus dans chaque utérus	Poids de « embryon + vésicule vitelline »
2	58ᵉ,5	2	53ᵉ,
3	44ᵉ,6	2	49ᵉ,
3	37ᵉ,3	3	42ᵉ,70
5	23ᵉ,4	5	37ᵉ,

J'ai obtenu des résultats trop variables pour me permettre de tirer une conclusion décisive : mais tel qu'il est, ce tableau montre que si l'organisme maternel aide au développement de l'embryon, c'est pour une faible part : car l'augmentation de poids est inconstante et faible. Il est d'ailleurs probable que l'embryon retire de la mère une partie de l'eau et des sels nécessaires à son développement.

Ce tableau montre également que, si le nombre des œufs ou des embryons est variable, il y a, malgré tout, pour chaque portée, un poids de vitellus relativement constant, le nombre et le poids des œufs étant, jusqu'à un certain point, inversement proportionnels.

Pour assigner, au point de vue physiologique, une place à l'espèce étudiée ici, je résume, dans le tableau suivant, les données fournies par les auteurs sur quelques espèces de Sélaciens vivipares.

I. — Pleurotremata.

Mustelidæ. Mustelus. M. vulgaris. Les petits sont nourris par le mucus des cellules de Leydig, cellules muqueuses situées dans l'assise moyenne de l'épithélium utérin, et par une transsudation de sérum provenant des lacunes lymphatiques (Brinkmann). Ces deux éléments combinés forment le liquide utérin riche en matières dissoutes.

M. lævis. Un placenta. Liquide utérin pauvre en matières dissoutes.

Zygænidæ. Zygæna. Z. Blachii. Un placenta (Alcock, 1890).

Carcharidæ. Carcharias. Un placenta (Davy, 1861). Liquide amniotique incoagulable par la chaleur.

Notidanidæ. Heptanchus. H. cinereus. Liquide utérin formé aux dépens des cellules de l'épithélium utérin desquamées et de la sécrétion des cellules muqueuses. L'épithélium utérin se régénère après la parturition (Brinkmann).

Spinacidæ. Acanthias. A. vulgaris. Liquide utérin composé de sérosité venue des capillaires (Brinkmann).

Centrophorus. C. granulosus. Epithélium utérin à une seule

couche, semblable à celui d'*Acanthias*. Amas leucocytaires sous-épithéliaux. Les leucocytes tombent dans la lumière utérine et servent d'aliments aux petits (Brinkmann).

Squatinidæ. *Squatina*. *S. angelus*. Lait utérin formé de cellules épithéliales dégénérées et de mucus (Brinkmann).

II. — Hypotremata.

Torpedidæ. *Torpedo*. *T. ocellata*, *T. marmorata*. Abondante sécrétion graisseuse élaborée par les cellules de l'épithélium utérin. La graisse tombe dans l'utérus. La sécrétion graisseuse cesse quand les fœtus ont atteint 7 c/m 1/2 à 8 c/m (Brinkmann).

Trygonidæ. *Pteroplatæa*. *P. micrura*. Les papilles utérines, réunies en touffes, pénètrent dans l'évent du fœtus et y déversent le lait utérin (Wood Mason et Alcock, 1891. Alcock, 1892).

Trygon. *T. pastinaca*. Les papilles utérines pénètrent dans l'évent comme chez l'espèce précédente (Redeke, cité par Brinkmann).

T. Bleekeri. Lait utérin constitué d'albumine, de graisse, de cellules épithéliales (Alcock).

T. violacea. Lait utérin, riche en graisse : cette graisse est produite de la façon suivante. Un leucocyte pénètre dans une cellule glandulaire de l'épithélium utérin. Il y subit la dégénérescence graisseuse. Il éclate. Les gouttelettes graisseuses sont déversées dans la cellule glandulaire qui tombe dans la lumière utérine (Brinkmann).

Myliobatidæ. *Myliobatis*. *M. aquila*. Sécrétion graisseuse se produisant comme chez *T. violacea* (Brinkmann).

Des observations consignées dans ce tableau, il ressort que les fœtus de Sélaciens vivipares sont nourris aux dépens d'un placenta ou bien du liquide utérin : suivant le cas, le liquide utérin se compose de sérum transsudé et de leucocytes tombés dans l'utérus (*Centrophorus granulosus*), de sérum et de mucus (*Mustelus vulgaris*), de graisses (*Pteroplatæa micrura*, *Trygon*, *Myliobatis aquila*).

Acanthias vulgaris rentre, d'après les observations de Brinkmann, dans la première catégorie. Mes recherches m'ayant montré, au contraire, que son liquide utérin était dépourvu d'albuminoïdes, je ne puis donc le rapprocher, au point de vue physiologique, d'aucune autre espèce, puisqu'on admet, pour toutes, une participation du contenu de l'utérus à la nutrition de l'embryon. Mais l'analyse du liquide utérin n'a pas été faite pour toutes les espèces ; et il se peut

qu'on reconnaisse à l'analyse que, chez d'autres Sélaciens vivipares, il est également dépourvu d'albuminoïdes.

Un fait intéressant, c'est qu'on retrouve chez *Acanthias vulgaris* un phénomène larvé qui se produit largement dans d'autres espèces. Je veux parler de l'élaboration de graisses par l'épithélium utérin. Cette sécrétion graisseuse paraît se produire avec un maximum d'intensité chez *Trygon violacea* et *Myliobalis aquila* et suivant un mode très intéressant décrit par Brinkmann : les leucocytes du sang sont en quelque sorte phagocytés par les cellules de l'épithélium utérin, au sein desquelles ils subissent la chromatolyse et la dégénérescence graisseuse ; puis cellules et gouttelettes graisseuses tombent dans l'utérus.

L'apport des graisses se ferait par l'intermédiaire du sang, et serait fourni par le foie. Lo Bianco a constaté, chez *Trygon violacea*, que le foie a beaucoup diminué de poids à la fin de la gestation. Brinkmann a fait la même observation chez *Torpedo ocellata*.

Chez *A. vulgaris*, la graisse est sécrétée par les cellules superficielles de l'épithélium, et elle apparaît chez de toutes jeunes femelles; on ne le voit plus se produire dans des utérus adultes, même quand ils contiennent des œufs au début de la segmentation. Par conséquent, il ne saurait être question de lui attribuer un rôle physiologique dans la nutrition des petits ; mais il est intéressant de la retrouver ici, puisque c'est le même phénomène, exagéré et persistant pendant le cours de la gestation, qui est utilisé dans d'autres espèces pour assurer le développement des jeunes.

En résumé, le fait important dans la gestation d'*A. vulgaris* est l'histolyse épithéliale qui rapproche les capillaires de la lumière utérine et favorise la respiration des petits.

Quant à l'évolution de l'épithélium, elle est en partie éclairée par l'observation des genres ovipares, *Raia* et *Scyllium*, qui ont un épithélium utérin stratifié, ainsi que le décrit Borcea (1906).

L'épithélium utérin d'*Acanthias*, simple au début et à la fin de son évolution, devient stratifié pendant la période d'accroissement. Je n'ai pas pu découvrir, à ce phénomène, une importance actuelle au point de vue histologique, ni au point de vue physiologique : l'histolyse des cellules épithéliales produites en excès n'a lieu qu'une fois, puisque l'épithélium ne se régénère pas. Leurs débris ne servent pas à la nutrition des fœtus ; je ne crois pas non plus qu'ils soient essentiels à la mère, puisqu'il s'agit là d'un phénomène unique dans toute la période sexuelle. Par conséquent, je pense qu'il ne faut pas voir dans ce passage de l'épithélium utérin d'*A. vulgaris* par un état stratifié autre chose qu'une nécessité de passer par un stade évolutif qui est l'état définitif pour les espèces ovipares.

RÉSUMÉ DES FAITS PERSONNELS CONTENUS DANS CE TRAVAIL

I. — Chacun des deux utérus d'*Acanthias vulgaris* reçoit deux artères, l'une mésométrale, l'autre obmésométrale qui forment, chez les jeunes, un système artériel intramusculaire. Ce premier système précède l'apparition du système sous-épithélial — artères marginales des papilles — qui devient prépondérant à la première gestation.

Beaucoup d'artères marginales s'épuisent en capillaires dans la muqueuse utérine — formant probablement ce que LEYDIG a décrit sous le nom de papilles en vrilles (pl. I, fig. 1, *at*).

II. — Les fibres collagènes, constituant la basale de l'épithélium utérin, sont orientées suivant la direction des tractions maxima : au sommet de la papille, elles se recourbent en arc et sont d'une façon générale parallèles à l'axe de la papille ; au fond des cryptes, elles sont parallèles à l'axe de l'utérus (pl. 1, fig. 2).

III. — Pendant la période d'accroissement rapide qui précède la première ponte, les papilles se multiplient de la façon suivante : un bourgeon épithélial plein s'enfonce dans le derme entre deux papilles (pl. I, fig. 3) ; il se bifurque : le chorion compris entre les deux branches de la bifurcation devient le chorion d'une nouvelle papille : un clivage à trois branches (en λ) isole la papille néoformée des deux autres (pl. I, fig. 4).

IV. — Avant la première ponte, l'épithélium utérin, devenu stratifié, est le siège des phénomènes suivants :

Les cellules ciliées dégénèrent et tombent dans la lumière utérine (pl. II, fig. 6, *cv*) ; ce processus n'a lieu que dans la partie supérieure de l'utérus ; les cellules superficielles élaborent des gouttelettes graisseuses qui passent, à travers la cuticule, dans la lumière utérine (pl. II, fig. 6, *g*).

Certaines cellules de la couche moyenne, surtout nombreuses au fond des cryptes, condensent leur noyau, qui prend l'aspect d'un noyau de lymphocyte et deviennent libres dans des lacunes intra-épithéliales (leucocytes de BRINKMANN) ; (pl. II, fig. 5, 7, 9, *nep*).

V. — Après la première ponte, les cellules épithéliales commencent à dégénérer sans subir l'action des leucocytes.

Le tableau suivant donne l'état de l'épithélium, du chorion des papilles et du sang des capillaires et de l'artère marginale à différents stades de l'histolyse :

	ÉPITHÉLIUM	CHORION DES PAPILLES	SANG DES CAPILLAIRES
Début de l'histolyse	Ilots de cellules épithéliales en dégénérescence ne contenant pas de leucocytes. A côté de ces îlots, amas de cellules ayant tous les caractères des mononucléaires. Pas de polynucléaires.	Accumulation de mononucléaires. Le noyau des cellules conjonctives se colore faiblement.	Mononucléaires nombreux. Cellules ayant tous les caractères de cellules épithéliales incomplètement dégénérées. Polynucléaires rares.
Histolyse avancée Epithélium intérieur à deux couches	Polynucléaires éosinophiles.		Peu de mononucléaires. Polynucléaires nombreux.
Histolyse complète	L'épithélium est réduit à sa couche extérieure.	Le chorion est réduit à ses faisceaux collagènes.	Diminution du nombre de tous les leucocytes.

Je conclus que, secondairement, il doit y avoir à la fois : pénétration de leucocytes dans l'épithélium, chute dans les capillaires de cellules épithéliales incomplètement dégénérées.

Des figures nombreuses de stades intermédiaires me font penser que les polynucléaires — trouvés à la fin de l'histolyse — dérivent des mononucléaires trouvés au début.

La régression des cellules conjonctives des papilles est précédée par une accumulation de leucocytes mononucléaires qui infiltrent le chorion. Le noyau des cellules conjonctives dégénère par chromatolyse.

VI. — Etudiée sur la couche musculaire transversale, la constitution du muscle lisse présente les transformations suivantes :

Dans l'utérus d'une femelle jeune (0 m. 35), chaque fibre lisse est entourée d'une gaîne de collagène amorphe ; dans l'utérus gravide, les fibres lisses sont séparées par un reticulum collagène délicat.

Au stade intermédiaire (utérus se préparant à recevoir la ponte)

la couche musculaire transversale est composée de deux zônes : une zône externe, constituée par des fibres musculaires comprenant entre elles des fibres collagènes denses, ce sont les fibres musculaires primitives ; une zône interne, constituée par des cellules musculaires ne comprenant pas entre elles de fibres collagènes denses et ayant des noyaux moins allongés et moins condensés, se rapprochant par conséquent des noyaux des cellules conjonctives ; ce sont là des fibres musculaires nouvellement formées ; elles ne subissent pas, comme les cellules musculaires primitives, la transformation collagène en masse de toute leur surface ; on voit entre elles des ponts anastomotiques, protoplasmiques : ces ponts et une mince couche d'exoplasme sont seuls à subir la transformation collagène : ainsi se forme, pour une partie, le réseau collagène alvéolaire qui pénètre entre chaque fibre (*leptosponge* de Laguesse et Lemoine).

Ce fait est à rapprocher de l'évolution du chorion des papilles où l'on constate la succession suivante : cellules de première génération subissant l'empâtement collagène d'une façon massive ; cellules de deuxième génération restant unies en un reticulum délicat.

A la base des papilles se trouve initialement un réseau de cellules conjonctives anastomosées : elles se transforment en fibres lisses et donnent naissance au muscle longitudinal basilaire. Sur une coupe de muscle en voie d'histogénèse, on observe tous les passages entre les cellules conjonctives encore anastomosées par des ponts cytoplasmiques et les cellules musculaires reliées entre elles par des filaments de collagène (pl. III, fig. 5).

VII. — Le liquide utérin ne contient pas d'albuminoïdes. Les embryons ne peuvent donc tirer leurs aliments organiques que de leur vésicule vitelline.

Acanthias vulgaris est donc une espèce peu différenciée au point de vue de la viviparité. Le rôle de la mère paraît se borner à assurer la respiration et la protection mécanique des petits.

Vu : le Président de la thèse,
R. BLANCHARD.

Vu : le Doyen,
LANDOUZY.

Vu et permis d'imprimer :
Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,
L. LIARD.

LISTE DES TRAVAUX CITÉS

1890. Alcock (A.). Observations on the gestation of some Sharks and Rays. (*Journ. Asiat. Soc. of Bengal*, LIX.)

1892. Alcock (A.). Some observation ou the embryonic history of *Pteropletea micrura*. (*Ann. and Mag. of Nat hist.*, X.)

1892. Alcock (A.). On utero-gestation in *Trygon Bleekeri*. (*Ann. and Mag. of Nat. hist.*, IX.)

1904. Anglas (J.). Observations sur les métamorphoses internes des Batraciens anoures. (*Assoc. franç. pour l'avancement des Sciences*, Grenoble.)

1891. Bataillon (E.). Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Amphibiens anoures. (*Annales de l'Université de Lyon*, II.)

1891. Barfurth. Ueber Zellbrücken glatter Muskelfasern. (*Arch. f. mikr. Anat.*, XXXVII.)

1908. *a*). Blaizot (L.). L'épithélium utérin chez *Acanthias vulgaris* Risso avant la première gestation. (*C. R. Soc. Biol.*, LXIV.)

1908. *b*). Blaizot (L.). L'épithélium utérin chez *Acanthias vulgaris* R. à partir de la première gestation. (*C. R. Soc. Biol.*, LXIV.)

1895. Bohemann. Intercellularbrücken und Saftraune der glatten Muskulatur. (*Anat. Anz.*, X.)

1906. Borcea (I.). Recherches sur le système uro-génital des Elasmobranches. (*Arch. Zool. exp. et gén.*, IV.)

1899. *a*). Branca (A.). Recherches sur la cicatrisation épithéliale : épithéliums pavimenteux stratifiés. (*Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, n° 35.)

1899. *b*). Branca (A.). Chromatolyse dans la cicatrisation du tégument externe. (*C. R. Soc. Biol.*, p. 358.)

1904. Branca (A.). Sur le réseau vasculaire de la muqueuse vésicale. (*C. R. Soc. Biol.*, p. 351.)

1904. Brinkmann (A.). Histologie, Histogenese und Bedeutung der *Mucosa uteri* einiger viviparer Haie und Rochen. (*Mitth. Zool. Stat. Neapel*, XVI.)

1860. Bruck (E.). Etudes sur l'appareil de la génération chez les Sélaciens. (*Thèse de Sciences, Strasbourg.*)

1902. De Bruyne. Contribution à l'étude de l'union intime des fibres musculaires lisses. (*Arch. de Biologie*, XII.)

1895. Carlier. On intercellular bridges in columnar epithelium. (*La Cellule*, XI.)

1905. Curtis (F.-M.). Nos méthodes de coloration élective du tissu conjonctif. (*Arch. de méd. expérimentale*, n° 5.)

1887. Davidoff. Untersuchungen über die Beziehungen des Darmepithels zum lymphoiden Gewebe. (*Arch. f. mikr. Anat.*, XXIX.)

1861. Davy (J.). Fragmentary notes on the generative organs of some cartilaginous Fishes. (*Trans. R. Soc. Edinburgh*, XXII.)

1905. Duesberg. Contribution à l'étude histologique des phénomènes de la métamorphose chez les Amphibiens anoures. (*Arch. de Biologie*, XXII.)

1897. von Ebner. Die *Chorda dorsalis* der niederen Fische und die Entwickelung der fibrillaren Gewebes. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, LXII.)

1882. Flemming. Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung (*Leipzig*).

1889. Ide (M.). Nouvelles observations sur les cellules épithéliales. (*La Cellule*, V.)

1897. Garnier (Ch.). Sur l'apparence de ponts intercellulaires produite entre les fibres musculaires lisses par la présence d'un réseau conjonctif. (*Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, XXXII.)

1905. Guieysse (A.). Etude de la régression de la queue chez les têtards des Amphibiens anoures. (*Arch. Anat. microscopique*, VII.)

1901. Heidenhain (M.). Structur der kontraktilen Materie. Teil I. Histologie des glatten Muskelgewebes. (Wiesbaden.)

1900. Hesse. Neuere Untersuchungen zur Histologie und Histogenese des Muskelgewebes. (*Zool. Centralb.*)

1905. Holmgren (E.). Zur Kenntnis der zylindrischen Epithelzellen. (*Arch. f. mikr. Anat.*, LXV.)

1891. Klecki (C.). Experimentelle Untersuchungen über die Zellbrücken in der Darmmuskulatur der Raubtiere. (*Inaug. Dissert.*, Dorpat.)

1888. Kultschizky (N.). Uber die Art der Verbindung der glatten Muskelfasern miteinander. (*Biol. Centralblatt.*, VII.)

1903. Laguesse. Sur l'histogenèse de la fibre collagène et de la substance fondamentale dans la capsule de la rate chez les Sélaciens. (*Arch. Anat. micr.*, VI.)

1906. Laguesse et E. Lemoine. Sur la charpente conjonctive du muscle lisse. (*C. R. Soc. Biol.*, LXI, p. 75.)

1906. Lemoine (E.). Sur la charpente conjonctive du muscle lisse. (*Thèse de Lille.*)

1899. von Lenhossék. Das Mikrocentrum der glatten Muskeln. (*Anat. Anz.*, XVI.)

1852. Leydig. Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. (*Leipzig.*)

1899. Lo Bianco. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del Golfo di Napoli. (*Mitth. z. Stat. Neapel*, XIII.)

1906. Mercier (L.). Les processus phagocytaires pendant la métamorphose des Batraciens anoures et des Insectes. (*Arch. Zool. exp. et gén.*, V, n° 1.)

1881. Moreau (E.). Histoire naturelle des Poissons de la France. (Paris, I.)

1892. Moreau (E.). Manuel d'ichthyologie française. (Paris.)

1840. Müller (J.). Uber den glatten Haj des Aristoteles. (Berlin.)

1892. Nicolas (A.). Notes sur les ponts intercellulaires des fibres musculaires lisses. (*Bull. des séances de la Soc. des Sciences de Nancy*, p. 39.)

1895. Nœtzel (W.). Die Rückbildung der Gewebe im Schwanz der Froschlarve. (*Arch. f. mikr. Anat.*, XLV.)

1879. Peremeschko. Uber die Theilung der thierischen Zellen. (*Arch. f. mikr. Anat.*, XVII.)

1875. Perugia (A.). Note sullo sviluppo dell' *Acanthias vulgaris*. (*Boll. Soc. Adriat. Sc. n.*, V.)

1894. Prenant. Contribution à l'étude du développement organique et histologique du thymus, de la glande thyroïde et de la glande carotidienne. (*La Cellule*, X.)

1896. Prenant. Sur la présence d'amas leucocytaires dans l'épithélium pharyngien et œsophagien d'*Anguis fragilis*. (*Bibliog. anat.*, IV.)

1902. Quénu (E.) et Branca (A.). Recherches sur la cicatrisation épithéliale dans les plaies de l'intestin. (*Arch. de Méd. expérim.*, XIV.)

1897. Renaut (J.). *Traité pratique d'histologie*, II, p. 155.

1896. Retterer (E.). Sur le développement morphologique et histologique des bourses muqueuses et des cavités péritendineuses. (*Journ. de l'Anat. et de la Phys.*)

1897. Retterer (E.). Epithélium et tissu réticulé (sabot, amygdales). (*Journ. de l'Anat. et de la Phys.*)

1898. Retterer (E.). Origine ectodermique et évolution des follicules clos de la muqueuse glando-préputiale du Chien. (*C. R. Soc. Biol.*, p. 1087.)

1900. Retterer (E.). L'épithélium qu'on prétend infiltré de leucocytes est du tissu épithélial hyperplasié. (*C. R. S. Biol.*, p. 489.)

1863. Rouget (Ch.). Mémoire sur les tissus contractiles et la contractilité. (*Journ. de la Physique*, VI.)

1889. Schaffer (J.). Zur Kenntnis der glatten Muskelzellen insbesondere ihrer Verbindung. (*Zeitsch. f. Wissen. Zool.*, LXVI.)

1895. Schultz (P.). Die glatte Muskulatur der Wirbeltiere. (*Arch. f. Anat. u. Phys.-Phys. Abth.*)

1898. Studnička (F. K.). Uber die intercellularen Verbindungen, den sogenannten Cuticulersaum und den Flimmerbesatz der Zellen. (*Sitzungsberichte der Königl. bohm. Gesellschaft der Wissenschaften.*)

1897. Triepel (H.). Zu den Zellbrücken in der glatten Muskulatur. (*Anat. Anz.*, XIII.)

1867. Trois (F.). Sull' intima struttura delle villosita uterine dell' *Acanthias vulgaris*. (*Atti Ist. Veneto Sc.*, XII.)

1889. Wolff. Die Cuticula der Wirbelthierepidermis. (*Jen. Zeitsch. f. Med. u. Naturw.*, XXIII.)

1891. Wood Mason and Alcock. On the uterine villiform Papillae of *Pteroplatœa micrura* and their relation to the embryo. (*Proc. Roy. Soc. London*, XLIX.)

1892. Wood Mason and Alcock. Further observations on the gestation of Indian Rays. (*Proc. Roy. Soc. London*, L.)

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES :

am. Artère marginale.
b. Basale.
cu. Revêtement cuticulaire des cellules superficielles.
g. Gouttelettes graisseuses.
kl. Cadre de fermeture.
l. Leucocyte.
nc. Noyau de cellule conjonctive.
nep. Noyau épithélial en voie de condensation chromatique.
v. Veine.

PLANCHE I.

FIG. 1. — Utérus contenant des embryons longs de 19 centimètres ; injection au bleu soluble. Paroi vue à plat.
La figure montre les papilles (*pa*) formées par les boucles artérielles (*am*).

v, en bas de la figure. Veine principale longeant la base d'insertion des papilles.
at, artère s'épuisant en capillaires dans la paroi.
cv, capillaire veineux.

FIG. 2. — Gross. × 200.
Utérus d'une femelle jeune. Epithélium formé d'une seule rangée de cellules.

a, artère marginale.
en, endothélium de l'artère marginale.
f, faisceaux conjonctifs longitudinaux de la base de la papille.
La basale est formée, au sommet de la papille, de fibres collagènes transversales; plus bas, elles cèdent la place à des fibres longitudinales dont on voit la section sous forme de grains dans le pied de la papille et au fond des cryptes.

FIG. 3. — Gross. × 70.
Utérus d'une femelle de 0 m. 66 centimètres.

b, bourgeon épithélial s'enfonçant entre deux papilles dans le chorion sous-jacent. Il contient des noyaux épithéliaux condensés, libres dans de petites vacuoles.
vb, veine basilaire de la papille.

Fig. 4. — Gross. × 70.
Même utérus. Processus plus avancé.

ep, clivage profond entamant, au niveau des cryptes, les deux branches du bourgeon épithélial.
es, clivage superficiel.
ls, lame épithéliale en desquamation.

PLANCHE II.

Fig. 5. — Gross. × 997.
Utérus avant la première ponte. Flemming.
Epithélium latéral d'une papille. Les cellules superficielles, très colorables, sont unies par des prolongements.

nep, cellules en voie de condensation chromatique encore retenues aux cellules voisines par des prolongements. Dans la même lacune, un noyau libre montrant l'aboutissant de ce processus.

Fig. 6. — Gross. × 640.
Utérus avant la première ponte. Flemming.

cv, cellules à cils vibratiles en voie de dégénérescence.
g, gouttelettes graisseuses sécrétées par les cellules superficielles. Elles finissent par tomber dans la lumière utérine en traversant le revêtement cuticulaire des cellules.
Une cellule de la couche moyenne, détachée des autres, a également subi la dégénérescence graisseuse.

Fig. 7. — Gross. × 640.
Utérus avant la première ponte. Flemming.
Epithélium du fond d'une crypte.

es, cellules superficielles à protoplasma homogène en voie de dégénérescence.
Les membranes des cellules de la couche moyenne sont très apparentes. Les espaces périnucléaires sont clairs.
nep, deux cellules en voie de condensation chromatique ; l'une d'elle est réduite à un noyau complètement libre dans l'alvéole.

Fig. 8. — Gross. × 640.
Utérus avant la première ponte. Liquide de Bouin.
Epithélium du fond d'une crypte.

vs, cadre de fermeture.
nep, cellule en voie de condensation chromatique reliée par des tractus aux cellules voisines.
l, noyau en diapedèse, sans protoplasma visible.

Fig. 9. — Gross. × 415.
Utérus avant la première ponte. Liquide de Bouin.
Epithélium latéral de la papille.

nep, noyaux épithéliaux en condensation.
h, hématie dans un capillaire.

ly, lymphocyte dans un capillaire.
i, cellules épithéliales basilaires non dissociées et ne contenant jamais de noyaux comme *nep*.
nc, noyaux conjonctifs.

PLANCHE III.

Fig. 1. — Gross. × 480.
Utérus contenant des œufs au début de la segmentation. Liquide de Flemming.

e, leucocyte mononucléaire.
en, endothélium des capillaires.
ep, cellule épithéliale en dégénérescence.
fc, faisceau collogène entourant le capillaire.
l, l_3, cellules à bords tranchés, à espace périnucléaire transparent, à noyau condensé, semblables à certaines cellules épithéliales en dégénérescence.
n_4, un noyau épithélial au début de la pycnose.
p, polynucléaire.
pl, plage épithéliale en voie de dislocation.
v, vacuole.

Fig. 2. — Gross. × 640.
Utérus d'une femelle vierge, longue de 0 m. 75. Liquide de Bouin. (*Le graveur a exagéré la fibrillation protoplasmique des cellules épithéliales, beaucoup moins accentuée sur mon dessin.*)

c, cellule conjonctive sous-endothéliale.
en, cellule endothéliale.
h, hématie.
sl, cadre de fermeture.

Fig. 3. — Gross. × 415.
Premier stade de la formation des papilles dans l'utérus d'une femelle très jeune. Liquide de Flemming.

c, cellule conjonctive.
ls, lame épithéliale superficielle en voie de dégénérescence.
mc, revêtement précollagène de la cellule conjonctive.

Fig. 4. — Gross. × 105.
Papille utérine jeune. Stade suivant le stade représenté fig 3. Un réseau de cellules conjonctives jeunes a succédé au précollagène massif de la papille 3. Liquide de Flemming.

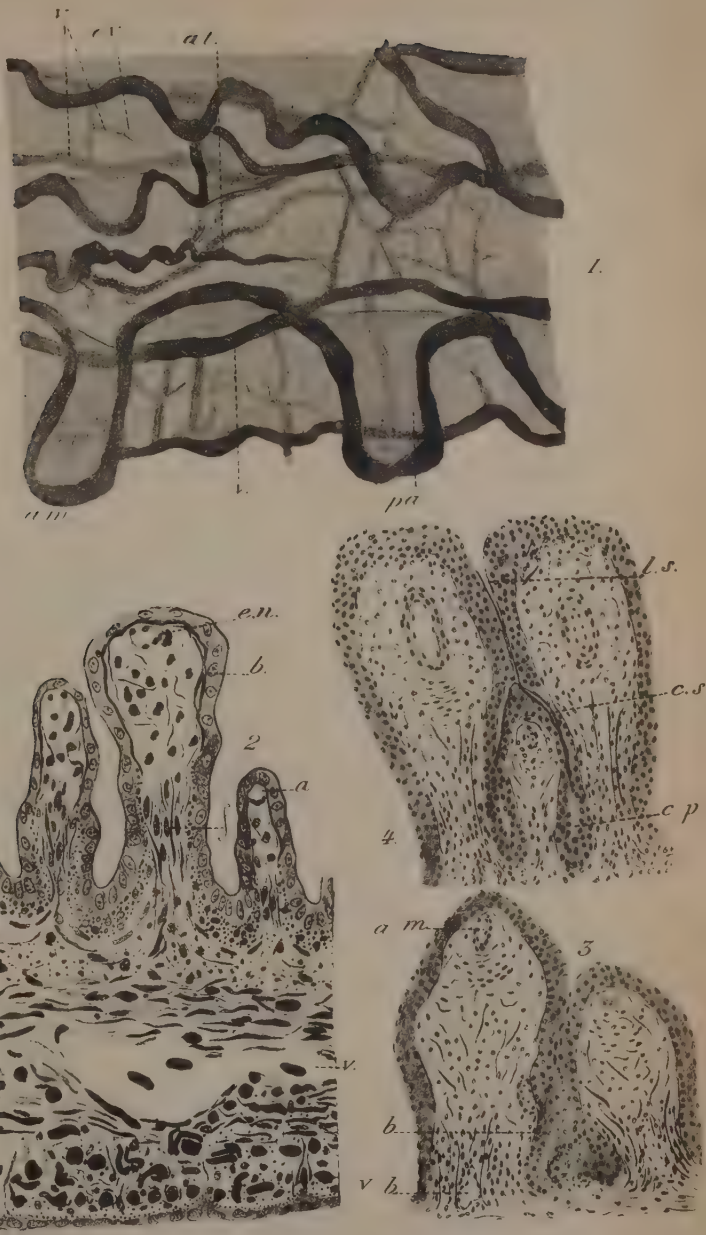
cr, cellules conjonctives jeunes anastomosées.
fd, faisceaux conjonctifs dissociés.
pc, piliers conjonctifs du pied de la papille, étirés par suite du développement de cet élément.
v, veine basilaire.

Fig. 5. — Gross. × 960.
Partie périphérique du faisceau musculaire basilaire d'une papille. Coupe transversale. Liquide de Flemming.

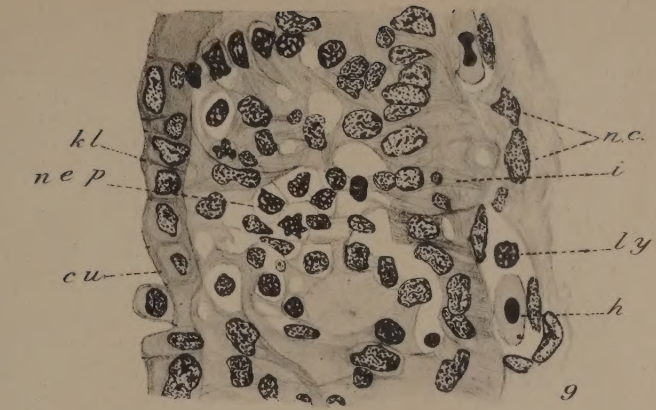
c, cellule conjonctive.
cm, cellule musculaire au début de sa différenciation.
f, fibre collagène bordant une membrane précollagène.
mc, membrane précollagène.

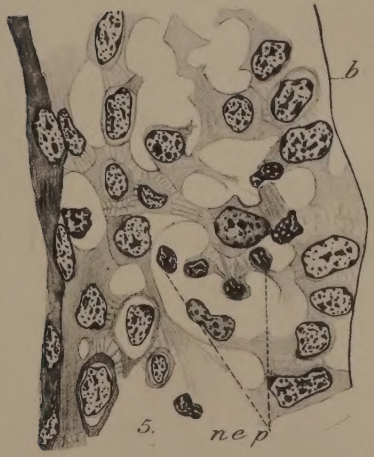
Fig. 6. — Gross. × 960.
Partie axiale du faisceau musculaire basilaire d'une papille à un stade plus avancé que la papille 5.

en, endothélium de la veine basilaire.
fc, faisceau conjonctif entourant le faisceau musculaire.
fm, fibre musculaire.
mc, membranes collagènes séparant les fibres musculaires. Elles n'apparaissent sur cette coupe que sous la forme de membranes simples. Mais je les ai vues beaucoup plus souvent représentées par des réseaux à deux ou trois rangs d'alvéoles, comme Lemoine et d'autres auteurs les ont figurées.



L. Bt.. del.


kl
n e p
c u
n.c.
i
l y
h
9


b
5.
n e p

7.
m.e.p
c.s
b

l.
n e p
8.
b
v.s
c.u

6.
b
cv
g
g

TABLE DES MATIÈRES

Pages

INTRODUCTION 9

TECHNIQUE 11

MORPHOLOGIE ET VASCULARISATION DE L'UTÉRUS 13

Morphologie de l'utérus adulte 13

Muqueuse, Vaisseaux 13

Développement 15

Historique 16

OBSERVATIONS HISTOLOGIQUES 19

I. L'UTÉRUS EMBRYONNAIRE 19

II. L'UTÉRUS APRÈS LA NAISSANCE 20

1. EPITHÉLIUM ET CHORION DES PAPILLES 20

A. FEMELLES JEUNES (longueur 0 m. 35) 20

B. FEMELLES DE 0 m. 66 à 0 m. 75, PRISES AU MOMENT DE LA MATURATION DES PREMIERS ŒUFS 21

I) *Epithélium* 21

II) *Chorion des papilles* 28

C. FEMELLES PRISES A PARTIR DE LA PREMIÈRE GESTATION 31

I) *Epithélium* 31

II) *Chorion des papilles* 34

2. MUSCULATURE 37

REMARQUES SUR LA PHYSIOLOGIE DE LA GESTATION 41

RÉSUMÉ *des faits personnels contenus dans ce travail* 47

Liste des travaux cités 51

Explication des planches 55